АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 58

4

АПРЕЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1973

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 58 (1973) № 4

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. Редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. И. Иващенкова* и *Н. П. Кизим*

Сдано в набор 10.I 1973 г. Подписано к печати 26/III 1973 г. Формат бумаги $70\times108\,^{1}/_{16}$. Печ. л. $9\,^{1}/_{2}$ + 1 вкл. ($^{1}/_{8}$ печ. л.) = 13.48 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.45. Тип. зак. 20. М-37008. Тираж 2577.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

ТОМ 58 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1973, № 4

УДК 581.55 (282.247.33)

Л. И. Номоконов

ОПЫТ КОМПЛЕКСНОГО СТАЦИОНАРНОГО ИЗУЧЕНИЯ ПРИРОДНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ В ПОЙМЕ НИЖНЕГО ДОНА

С 2 рисунками

L. I. NOMOKONOV. AN EXPERIENCE OF COMPLEX LONG-TERM STUDY OF NATURAL BIOGEOCOENOSES IN THE LOWER DON FLOOD PLAIN

В статье кратко излагаются результаты двухлетнего стационарного изучения некоторых природных биогеоценозов в пойме Нижнего Дона при участии геоботаников, зоологов, микробиологов и др. Комплексное изучение биогеоценозов дало возможность выявить состав и структуру их растительной части, общий запас и прирост фитомассы, специфичность состава и численности животного населения и микрофлоры исследуемых биогеоценозов, некоторые особенности хода метеорологических явлений в разных биогеоценозах и пр.

Комплексное стационарное изучение природных биогеоценозов [1] ведется нами на территории строящейся Нижнеманычской оросительной рисовой системы, расположенной на левобережном сегменте поймы Нижнего Дона в устье Маныча.

С момента сооружения Цимлянского водохранилища (1952 г.) гидрологические условия, в частности поемно-аллювиальный режим в пойме Нижнего Дона, заметно ухудшились, что привело к значительному остепнению и засолению почв современной поймы, в особенности старопойменных останцов, и к резкому снижению продуктивности расположенных на этих землях природных и культурных сельскохозяйственных угодий. Это обстоятельство побудило соответствующие организации произвести разработку проекта оросительных мероприятий в пойме Нижнего Дона и комплексного использования его земельных и водных ресурсов. Однако в связи с высокой стоимостью запроектированных мероприятий и сложностью решения некоторых технико-мелиоративных задач появилась необходимость в создании в пойме Нижнего Дона оросительных систем, носящих как бы опытный, экспериментальный характер. Нижнеманычская оросительная рисовая система является по существу одним из таких производственных экспериментов, рассматриваемых как путь к эффективному хозяйственному использованию всей поймы Нижнего Дона, площадью около 300 тысяч га.

На территории названной оросительной рисовой системы в 1968 г. был заложен биогеоценологический стационар Биологического института Ростовского университета. По договоренности с проектно-изыскательскими и планирующими учреждениями перед стационаром была поставлена задача: на первом этапе его работ произвести изучение природных биогеоценозов в исходном их состоянии, а по окончании строительства оросительной системы перейти к изучению изменений, происшедших под влиянием орошения, особенностей водного и солевого режимов, рассоления почвы, повышения урожайности риса и других сельскохозяйственных культур, а также состояния природных луговых ценозов.

---

[1] В выполнении полевых стационарных исследований принимали участие А. П. Путилин, А. Я. Огородников, С. Н. Качалкин, С. В. Лысенко, В. А. Бананова, Л. Ф. Гайдамакина, О. М. Лупоносова, Л. И. Тараненко и др.

В 1968 г. на стационаре велись лишь геоботанические исследования. Было произведено детальное геоботаническое описание фитоценозов в пределах полукилометровой полосы через весь поперечник поймы, протяженностью 6.5 км. Геоботаническое изучение сопровождалось морфологическим описанием почвенного покрова, учетом биологической продуктивности фитоценозов по общепринятой методике и т. д. Велось изучение вертикального строения 5 важнейших луговых фитоценозов в надземной сфере методом послойного анализа травостоя с 0.25 м^2 в трех-пятикратной повторности (Понятовская, 1960) и в подземной, почвенной сфере методом послойного анализа почвенных монолитов с 0.1 м^2 в двукратной повторности. Изучение вертикального строения подземной части исследуемых фитоценозов сопровождалось зарисовками корневой системы и учетом биомассы подземных органов растений. Произведена инструментальная нивелировка поперечника левобережнего сегмента поймы Дона в границах отведенной для исследования полосы. Пройден крупномасштабный геоботанический профиль с нанесением на него пересеченных нивелировочным ходом растительных группировок. Велось также изучение флоры на территории строящейся Нижнеманычской рисовой системы. В дальнейшем собранные 335 видов высших растений были подразделены на соответствующие систематические, эколого-морфологические (по Серебрякову, 1964) и хозяйственные группы.

Исследования 1968 г. позволили выделить и охарактеризовать наиболее распространенные на данном отрезке поймы Нижнего Дона растительные формации и ассоциации.

На всем поперечном протяжении сегмента распространены травяные растительные сообщества, лишь мелкогривистые участки прирусловой поймы местами заняты редкостойными прибрежными ивняками. В пределах выделенной для исследования полосы выявлено 20 формаций, из них луговых 10, прибрежноводных 4, остепненных 2 и солонцово-солончаковых 4. Из луговых формаций 4 относятся к настоящим лугам, 3 — к остепненным и 3 — к болотистым. Среди настоящих лугов наиболее распространенными являются пырейные луга, среди остепненных — узколистномятликовые и среди болотистых — тростниковые. Широко распространены также полынковые степи (Artemisieta austriaceae.)

Большой интерес представляет распределение растительных формаций и ассоциаций по элементам рельефа современной и старой (древней) поймы (рис. 1), а также их взаимосвязь с соответствующими разновидностями пойменных почв. Не имея возможности детально изложить результаты исследования по этим вопросам, приведем лишь обобщенные данные по крупным геоморфологическим элементам пойменных образований.

На пойменных аллювиально-луговых и луговых незасоленных и солончаковых легко- и среднесуглинистых маломощных почвах прирусловой части поймы господствуют настоящие пойменные и отчасти остепненные луга из корневищных и корневищно-рыхлокустовых трав: пырейные, костровые, раннеосочковые и узколистномятликовые. В понижениях же, нередко затопляемых водою, на пойменных луговых и влажно-луговых темноцветных глееватых тяжелосуглинистых и глинистых почвах развиваются болотисто-солончаковые и прибрежноводные растительные формации: клубнекамышевые, частуховые, узколистнорогозовые, широколистно-поручейниковые и пр. Равнинная центральная часть поймы с пойменными луговыми слабослоистыми лёссовидными солончаковатыми тяжелосуглинистыми и глинистыми почвами средней мощности занята различными ассоциациями настоящих пойменных, преимущественно пырейных, лугов. В постепенно понижающемся заболоченном притеррасье на пойменных луговых темноцветных глеевато-солончаковатых глинистых и тяжелосуглинистых почвах преобладают настоящие пырейные (с тростником) луга, на более засоленных и заболоченных пойменных почвах — болотистые тростниковники и на делювиальных шлейфах

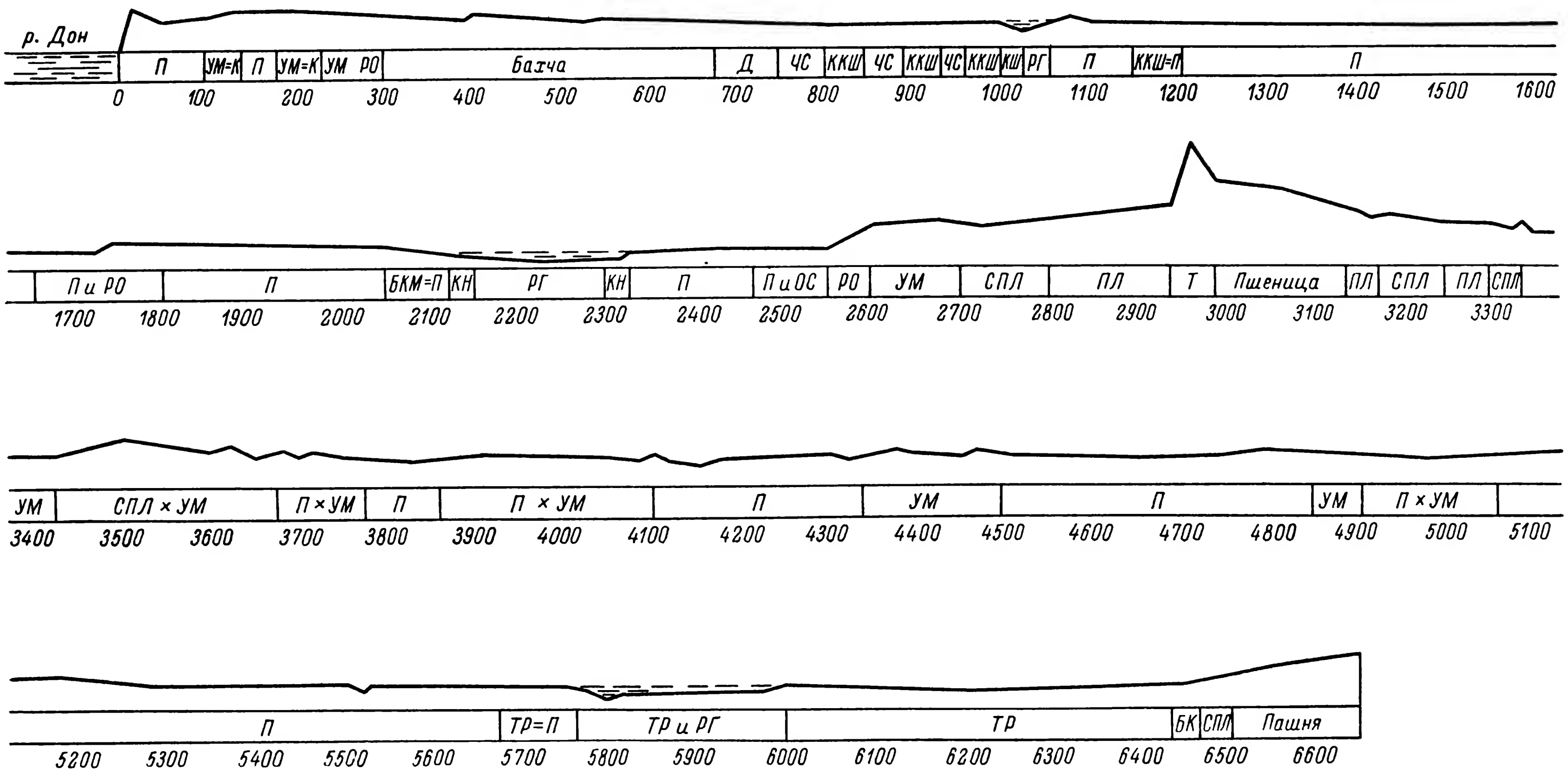


Рис. 1. Геоботанический профиль через левобережный сегмент поймы р. Дон близ с. Арпачин Багаевского района Ростовской области.

Горизонтальный масштаб — в 1 см 50 м, вертикальный — в 1 см 2.5 м.

БКМ — бекманничники (Beckmannieta eruciformis), *БК* — бескильничники (Atropideta distantis), *Д* — дербенничники (Lythreta tribracteati), *К* — костровники (Brometa inermis), *КН* — канареечники (Digraphideta arundinaceae), *ККШ* — клубнекамышевники (Bolboschoeneta maritimis), *КШ* — камышевники (Scirpeta tabernaemontani), *ОС* — остроосочники (Cariceta gracilis), *П* — пырейники (Agropyreta repentis), *ПЛ* — полынковники (Artemisieta austriaceae), *РГ* — рогозники (Typheta angustifoliae), *РО* — раннеосочники (Cariceta praecocis), *СПЛ* — солончаковополынники (Artemisieta monogynae), *Т* — типчаковники (Festuceta sulcatae), *ТР* — тростниковники (Phragmiteta communis), *УМ* — узколистномятличники (Poaeta angustifoliae), *ЧС* — частуховники (Alismeta plantagis).

в подножии надпойменной террасы — галофитные бескильничники и солончаковополынники (Artemisieta monogynae). Затопленные водою притеррасные понижения с пойменными влажнолуговыми и темноцветными глеевыми солончаковатыми глинистыми и тяжелосуглистыми почвами заняты болотистыми тростниковыми и узколистнорогозовыми зарослями.

Пологие склоны и гребни старопойменных останцов среди современной поймы покрыты степными ассоциациями, преимущественно полынковниками (с узколистным и луковичным мятликами) на лугово-черноземных солонцеватых либо осолоделых тяжелосуглистых почвах средней мощности. Рассеянные по этому общему фону западины образуют диффузно-поясной (или полупоясной) тип комплексности с узколистномятликовым травостоем в центре западины и солончаковополынниковым по периферии. Равнинные же местоположения размытых участков этих останцов заняты комплексом ассоциаций мозаичного типа из остепненных узколистномятличников (с мятликом луковичным) на пойменных луговых темноцветных солонцевато-солончаковатых тяжелосуглинистых почвах с галофитными солончаковополынниками на солонцах и солонцеватых солончаках. На так называемых пьедесталах старопойменных останцов (Крашенинников и др., 1928) обычно развиваются мозаичные трех-четырехчленные комплексы остепненных луговых ассоциаций на пойменных луговых темноцветных лёссовидных солонцевато-солончаковатых тяжелосуглинистых маломощных почвах и галофитных полынных ассоциаций на солончаках и солончаковых солонцах.

Таким образом, проведенными в 1968 г. на стационаре работами была подготовлена фитоценотическая основа для последующего комплексного изучения природных травяных биогеоценозов.

В исследованиях на биогеоценологическом стационаре в 1969 и 1970 гг. помимо геоботаников принимали участие энтомологи и микробиологи. Работы велись на выделенном совхозом «Заречный» опытном участке площадью в 10 га, включающем центральную часть поймы и пьедестал старопойменного останца. Объектами исследования были 3 наиболее типичных природных биогеоценоза сенокосного использования; пырейник чистый, пырейник кермековый и узколистномятличник разнотравно-осочковый (с *Carex praecox* Schreb.). Из 5 компонентов в них изучались: а) растительный (фитоценоз), б) фаунистический биокомплекс, в) биокомплекс почвенных микроорганизмов, г) фитоклимат, д) эпизодически и неполно изучался эдафический компонент. Продолжительность полевого периода 5 месяцев, с мая по сентябрь.

Стационарное изучение растительного компонента названных трех биогеоценозов заключалось в следующем.

А. Я. Огородниковым велось изучение биоморфологических особенностей ценозообразователей (18 видов) и некоторых рудеральных однолетников (8 видов) по методике И. Г. Серебрякова (1954, 1964): ритмов сезонного фенологического развития, характера побегообразования и структуры парциальных кустов. По особенностям сезонного развития им выделены 6 феноритмотипов растений: а) коротковегетирующие весеннезеленые, т. е. весенние эфемеры (*Erophila verna* (L.) Bess., *Cerastium anomalum* Waldst. et Kit.); б) коротковегетирующие весеннераннелетнезеленые (*Lagoseris sancta* (L.) K. Maly, и др.); в) длительновегетирующие летнезеленые, развивающиеся в течение всего вегетационного периода с выраженным зимним покоем (*Artemisia austriaca* Jacq., *A. monogyna* Waldst. et Kit., *Glycyrrhiza echinata* L., *G. glabra* L. и *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Lythrum virgatum* L., *Limonium gmelinii* (Willd.) Ktze., и др.); г) длительновегетирующие зимнезеленые с летним периодом покоя, внедрившиеся в луговые ценозы из степных сообществ (*Poa bulbosa* L. и т. п.); д) длительновегетирующие зимнезеленые с летним периодом полупокоя, для которых характерна смена двух генераций листьев в течение вегетационного периода (*Poa angustifolia* L., *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Carex praecox* и др.); е) длительновегетирующие без летнего периода покоя с вынужденным зимним покоем, для которых также характерна смена генераций листьев, но без перерыва вегетации (*Agropyrum repens* (L.) P. B. и многие другие луговые растения).

Перечисленные феноритмотипы растений по способности возобновления вегетации в течение вегетационного периода объединены в 2 следующие группы. А) Группа феноритмотипов неопределенного ритма роста растений, характеризующаяся отсутствием периода глубокого органического покоя, способностью к непрерывному развитию вегетативных органов, относительной независимостью роста от календарных сроков (феноритмотипы «в», «д», «е»). Все это позволяет растениям накапливать большую вегетативную массу и более эффективно реагировать на мелиоративные, агротехнические и другие мероприятия. Б) Группа феноритмотипов определенного типа роста растений, характеризующаяся наличием периода глубокого покоя — летнего или зимнего, или того и другого (феноритмотипы «а», «б», «г»). Эта группа растений менее продуктивна, а потому менее хозяйственно ценна.

Важно отметить, что в составе пырейника чистого преобладают феноритмотипы растений группы «А», а в пырейнике кермековом и узколистномятличнике разнотравно-осочковом феноритмотипы растений группы «Б», что находит отражение как в ритме фенологического развития названных ценозов в целом, так и на их продуктивности.

Л. И. Номоконов и В. А. Бананова занимались изучением вертикальной структуры растительной части исследуемых травяных биогеоценозов в надземной и подземной (почвенной) средах, а в пырейнике чистом также и горизонтальных синузий как фитоценотической основы парцелл с участием в этих исследованиях с половины 1970 г. С. В. Лысенко.

В результате изучения вертикального строения растительного компонента исследуемых биогеоценозов по указанной выше методике установлено, что в пырейнике чистом основная часть надземной фитомассы (87—91% от учтенной максимальной продуктивности)[1] сосредоточена в трех-четырех нижних десятисантиметровых слоях (0—30, 0—40 см); то же самое наблюдается и в послойном распределении наиболее деятельной в процессах фотосинтеза листовой фитомассы (86—95% от ее максимального веса). В то же время в пырейнике кермековом и в узколистномятличнике разнотравно-осочковом от 88 до 93% надземной фитомассы сосредоточено в двух нижних слоях (0—20 см); в этих же двух слоях сосредоточена и основная часть листовой фитомассы (90% в пырейнике кермековом и 97% в узколистомятличнике разнотравно-осочковом). Эти данные показывают, что распределение как общей фитомассы, так и листовой ее части по вертикальному профилю травостоя исследуемых биогеоценозов находится в полном соответствии с эколого-морфологическими особенностями ценозообразующих растений; она наглядно отражает ярусное строение травостоя, зафиксированное при его описании визуально и, следовательно, в некоторой степени может служить показателем вертикальной структуры травяных ценозов.

При изучении структуры подземной части растительного компонента исследуемых биогеоценозов прежде всего обращает на себя внимание то обстоятельство, что подземная фитомасса превышает по весу надземную в пырейных ценозах в 5—6 раз, а в узколистномятличнике даже в 10 раз. Из анализа данных о вертикальном строении подземной части растительного компонента, полученных методом почвенных монолитов, видно, что 83—96% от общего веса подземной фитомассы в пырейнике чистом и более 94% в пырейнике кермековом сосредоточено в трех-четырех верхних слоях (0—30, 0—40 см), соответствующих генетическим горизонтам почвы A_1, A_2 и B_1; наиболее деятельных мелких корней растений в указанных верхних слоях находится до 98% от общего веса корневой системы. Иная картина наблюдается в распределении подземной фитомассы в узколистномятличнике разнотравно-осочковом, здесь она почти равномерно убывает по почвенному профилю в глубину, за исключением самого верхнего слоя, в котором сосредоточено около половины подземной фитомассы ценоза (корневища осочки ранней и пырея ползучего). Значительное количество подземной фитомассы находится на глубине 40—80 см (корни солодки и некоторых видов разнотравья); мелкие корни растений, в отличие от пырейных ценозов, также почти равномерно распределяются по почвенному профилю узколистномятличника. Следовательно, послойное распределение подземной фитомассы и, в частности, мелких корней в исследуемых травяных биогеоценозах обусловлено, с одной стороны, характером корневой системы доминирующих растений, а с другой, — морфологическими особенностями строения почвенного профиля.

---

[1] Продуктивность всюду указана в состоянии постоянного веса.

В процессе изучения горизонтального (по площади) сложения растительной части пырейника чистого нами выделено 7 парцелл, которые детально описаны и на 0.5 га закартированы с закреплением контуров кольями в натуре: 1) дербенниково-пырейная, 2) бекманниево-дербенниково-пырейная, 3) дербенниково-ясколково-пырейная, 4) осоково-вербейниково-пырейная, 5) солодково-дербенниково-пырейная, 6) солодково-мятликово-пырейная, 7) бекманниево-жерухово-пырейная.

Из анализа составленной картограммы видно, что первая и вторая парцеллы фоновые, они составляют основу фитоценоза, а остальные парцеллы как бы вкраплены в эту основу. Причем первые две из них занимают равнинные местоположения центральной поймы, третья, пятая и шестая приурочены к малозаметным повышениям микрорельефа, а четвертая и седьмая расположены в центральнопойменных микропонижениях.

В выделенных парцеллах пырейника чистого производился подсчет побегов на трансекте в 5 м длиною и 10 см шириною в двух-трехкратной повторности, а также учет надземной фитомассы с 1 м^2 в двух-трехкратной повторности с повидовой разборкой укосов, учет опада и отпада подземных органов с 0.25 м^2 в той же повторности с подразделением их на фракции: корни и корневища бобовых и разнотравья, крупные корни злаков, осок и др. и мелкие корни растений. В результате выполненных исследований установлено,что парцеллы пырейника чистого различаются между собой по целому ряду признаков: а) по внешнему облику и окраске травостоя, б) по флористическому составу, в) по численности особей, побегов, г) по соотношению вегетативных и генеративных побегов пырея, д) по ярусному строению и вертикальному распределению фитомассы по профилю травостоя, е) по общей биологической продуктивности и ее динамике, ж) по массе опада и отпада, з) по ритму сезонного фенологического развития и т. п. Различия между парцеллами вполне вероятны и в почвенном покрове, и в фитоклимате, и в почвенной мезофауне и микрофлоре и пр. С целью подтверждения этих предположений были взяты образцы почв и доминирующих растений для спектрального и химического анализов.

Выделенные в составе пырейника чистого парцеллы по общему фону травостоя, создаваемому окраской эдификатора, и по другим физиономическим признакам распадаются на два ряда (рис. 2): к первому из них относятся первая, третья и пятая парцеллы, характеризующиеся сизоватым оттенком травостоя; ко второму — седьмая, четвертая и вторая парцеллы ярко-зеленой окраски пырея и травостоя в целом. В первом ряду парцелл от первой к пятой наблюдается постепенное возрастание, усиление сизоватости в окраске травостоя и снижение высоты, густоты и проективного покрытия его. Если этот ряд парцелл пырейника чистого сопоставить с расположенным смежно на невысоком пьедестале старопойменного останца пырейником кермековым, то можно прийти к мысли, что приведенный ряд парцелл представляет собой ценогенетический ряд перехода пырейника чистого в пырейник кермековый, а сами парцеллы выступают как неогенезы (по Сочаве, 1944) в этом ценогенетическом ряду.

О том же свидетельствуют и другие указанные выше дифференциальные признаки парцелл пырейника чистого. Имеется основание полагать, что в основе данного ценогенетического ряда парцелл как этапов (звеньев) перехода одной ассоциации в другую лежит возрастание степени засоления их местообитания. Во втором ряду парцелл пырейника чистого также можно усмотреть ценогенетический ряд перехода расположенного ниже на весьма пологом склоне плоскодонной смежной лощины пырейника (с бекманнией) жерухового (*Roripa austriaca* Bess.) через седьмую и четвертую парцеллы во вторую, которая, как было отмечено выше, наряду с первой парцеллой образует основной фон пырейника чистого, занимая равнинные местоположения в пределах данной ассоциации. В основе второго генетического ряда парцелл как этапов перехода пырейника жерухового в пырейник чистый, надо полагать, лежит изменение режима увлажнения их местообитаний в сторону мезофилизации.

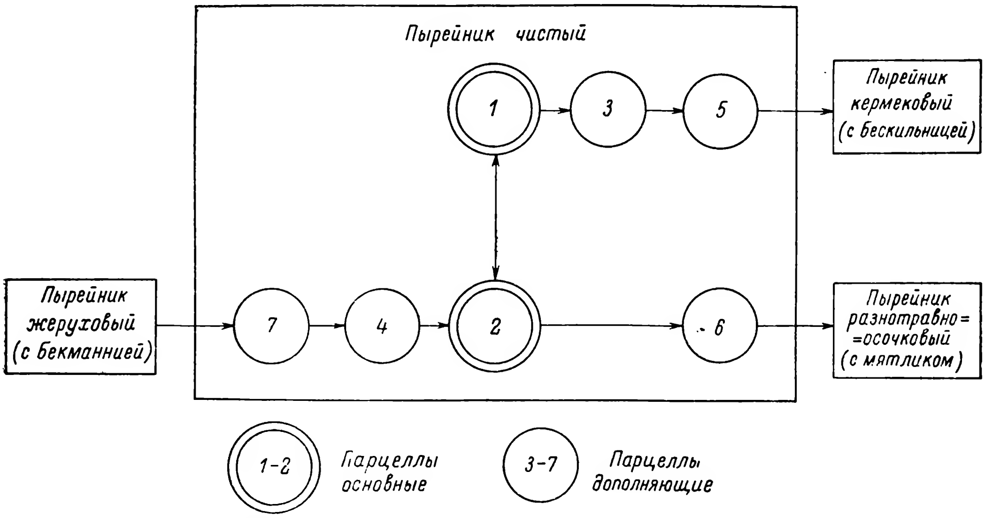

Пырейник чистый
1
3
5
Пырейник кермековый (с бескильницей)
Пырейник жеруховый (с бекманнией)
7
4
2
6
Пырейник разнотравно=осочковый (с мятликом)
1-2
Парцеллы основные
3-7
Парцеллы дополняющие

Рис. 2. Схема ценогенетических рядов ассоциаций пырейника в пойме Нижнего Дона.

Что же касается шестой парцеллы с участием узколистного мятлика, то она, возможно, является одним из этапов перехода пырейника чистого в расположенный на равнинных местоположениях пьедестала старопойменного останца пырейник (с узколистным мятликом) разнотравно-осочковый (*Carex praecox*), а затем, возможно, и в узколистномятличник разнотравно-осочковый. Этот ценогенетический ряд парцелл, очевидно, связан с постепенным осолодением их местообитаний.

Таким образом, наметилась общая схема сукцессионной серии смен растительных ассоциаций через ценогенетические ряды парцелл пырейника чистого (см. рис. 2).

В. А. Банановой и С. В. Лысенко в 1970 г. произведено расчленение описанных парцелл пырейника чистого на более дробные микрогруппировки (по П. Д. Ярошенко, 1958, 1961), объединенные в 20 типов микроценозов (микроассоциаций). При этом установлено, что набор (перечень) и соотношение микрогруппировок по занимаемой площади оказались специфичными для каждой парцеллы, что также может рассматриваться в качестве одной из существенных характеристик выделенных нами парцелл. Последние, кстати сказать, в биогеоценотическом плане С. В. Лысенко предложено называть эпипарцеллами, поскольку парцеллами им названы типы выделенных им микроценозов — микроассоциации.

С. Н. Качалкиным изучались биологическая продуктивность исследуемых природных биогеоценозов, ее динамика, опад и отпад в них. Учет биологической продуктивности проводился укосным методом. Укосы брались помесячно, с 1 м² в десятикратной повторности с последующей повидовой разборкой их, а учет опада и отпада производился 2 раза в месяц с 0.25 м² в той же повторности с разборкой образцов опада и отпада по фракциям.

В процессе исследования установлено, что биологическая продуктивность и ход нарастания фитомассы исследуемых луговых биогеоценозов неодинаковы. Так, в пырейнике чистом наблюдается резкий прирост фитомассы с мая по июнь — с 8 до 20—30 ц/га (в состоянии, доведенном до постоянного веса). Максимум выхода фитомассы приходится на июнь; с небольшими колебаниями биологическая продуктивность ценоза держится на этом уровне в июле и августе. В узколистномятличнике разнотравно-осочковом (*C. praecox*) биологическая продуктивность, будучи относительно высокой в мае, постепенно возрастает в течение июня—июля с 12 до 20—23 ц/га, оставаясь на том же уровне и в августе. Биологическая продуктивность пырейника кермекового, напротив, в мае весьма низкая — 4 ц/га, зато в течение июня, июля и августа происходит непрерывное нарастание фитомассы до 13—17 ц/га главным образом за счет кермека. Из приведенных данных о биологической продуктивности видно, что ход нарастания фитомассы в исследуемых биогеоценозах связан с ритмом сезонного фенологического развития ценозообразующих растений (пырея, узколистного мятлика, ранней осочки, кермека и др.).

Данные о ботаническом составе фитомассы исследуемых биогеоценозов показывают, что в пырейнике чистом 92—94% по весу (в абсолютно сухом состоянии) составляют злаки и лишь 4—6% от общего веса ее приходится на долю разнотравья. В пырейнике кермековом на долю злаков приходится лишь 69—71% по весу, тогда как разнотравье составляет 29—30% от общего веса фитомассы. В узколистномятличнике разнотравно-осочковом весовое участие злаков в составе фимотассы 67—79%, разнотравья и бобовых мало, зато доля осок (*C. praecax* и др.) достигает 15—24%.

Общая (суммарная) масса опада и отпада, по данным учета за июль, август и сентябрь, составляла в узколистномятличнике разнотравно-осочковом 9.4 ц/га, в пырейнике чистом около 7 ц/га и в пырейнике кермековом 4.6 ц/га, причем наибольшая масса опада и отпада в первом биогеоценозе образовалась в августе, а в последнем — в сентябре.

Стационарное изучение фаунистического биокомплекса исследуемых биогеоценозов велось в следующем направлении.

О. М. Лупоносова и В. П. Граматенко проводили изучение почвообитающих беспозвоночных животных путем ежемесячного в установленные сроки учета их методом почвенных раскопок размером 50×50×40 см в четырехкратной повторности; они помесячно изучали также дневную динамику наземных насекомых путем ежечасных укосов сачком с 8 до 20 часов. В результате выполненных исследований выявлен видовой состав и численность особей беспозвоночных животных. В трех названных выше биогеоценозах летом 1969 г. были учтены 722 особи почвенной мезофауны, относящиеся к 23 семействам. Фаунистически наиболее богатым оказался пырейник чистый — 484 особи, из них преимущественно в верхних слоях почвы доминируют дождевые черви (345 особей) и щелкуны; встречаются также жужелицы, усачи, листоеды и др. В узколистномятличнике разнотравно-осочковом обнаружено 124 особи, это преимущественно долгоносики, встречаются жужелицы, усачи и пр. Фаунистический состав пырейника кермекового самый бедный, наряду с доминирующими в нем долгоносиками отмечены также кистехвост степной и пр. Общим для всех биогеоценозов является медляк дерновый.

Почвообитающие беспозвоночные животные относятся преимущественно к фитофагам, которые являются опасными вредителями, способными мигрировать на культурные посевы и окультуренные природные биогеоценозы; в некоторых биогеоценозах много сапрофагов, хищники везде единичны. Характерна приуроченность почвообитающих беспозвоночных к верхним горизонтам почвы, наиболее насыщенным подземными органами растений, например в пырейнике чистом — к трем верхним слоям (до 30 см). Видовой состав наземных насекомых во всех трех биогеоценозах довольно сходен.

Стационарное изучение почвенного микробного биокомплекса велось в двух природных биогеоценозах: в пырейнике чистом и в узколистномятличнике разнотравно-осочковом. Л. Ф. Гайдамакина и Л. А. Паремузова в 1969 г. проводили ежемесячный учет почвенной микрофлоры по генетическим горизонтам и изменение ее в течение вегетационного периода, а в 1970 г. учет ризосферной микрофлоры доминирующих растений тех же биогеоценозов (пырея ползучего, мятлика узколистного и осочки ранней).

При изучении почвенной микрофлоры названных биогеоценозов заметных различий между ними как в групповом составе, так и в распределении выявленных групп микроорганизмов по генетическим горизонтам почвы не обнаружено. В обоих биогеоценозах наибольшее количество различных групп микроорганизмов сосредоточено в двух верхних богатых гумусом горизонтах почвы (А и B_1), а среди них численно преобладают бактерии (в особенности гетеротрофы на МПА); актиномицетов и микроскопических грибов мало. В обоих ценозах наблюдается резкое уменьшение численности всех групп микроорганизмов по генетическим горизонтам почвы с глубиной, за исключением азотобактера, численность которого с глубиной почвы не изменяется. Зато отмечены довольно значительные различия между исследуемыми биогеоценозами в количественном соотношении выявленных групп почвенных микроорганизмов. Так, в пырейнике чистом значительно больше по сравнению с узколистномятличником разнотравно-осочковым бактерий-гетеротрофов, учитываемых на МПА. В узколистномятличнике же разнотравно-осочковом по сравнению с пырейником чистым больше денитрифицирующих, целлюлозоразлагающих и других бактерий, а также актиномицетов и микроскопических грибов.

В обоих исследуемых биогеоценозах отмечено изменение группового состава почвенной микрофлоры в течение вегетационного периода. По сезонам вегетационного периода обычно возрастает доля бактерий в составе почвенной микрофлоры; численность актиномицетов, достигая максимума в мае, к концу лета снижается до 1% и меньше; невысокая общая численность микроскопических грибов (около 1% от общего количества микроорганизмов) в начале вегетационного периода к концу его снижается до сотых долей процента.

При сопоставлении ризосферной микрофлоры доминирующих растений с неризосферной микрофлорой почвы обоих исследуемых биогеоценозов выявились существенные различия между ними как по групповому составу, так и по количественному соотношению выделенных групп микроорганизмов. Количество разнообразных бактерий в ризосфере доминирующих растений в 1.2—2 раза больше, чем вне ризосферы. В ризосфере растений не обнаружено ни актиномицетов, ни микроскопических грибов. Из полученных данных о составе и численности различных физиологических групп ризосферной бактериальной микрофлоры исследуемых биогеоценозов видно, что, несмотря на сходство группового состава бактериальной микрофлоры, имеет место некоторое различие в количественном соотношении физиологических групп микроорганизмов.

Стационарное изучение фитоклимата пырейника чистого, пырейника кермекового и узколистномятличника разнотравно-осочкового на огороженных метеоплощадках в 100 м^2 велось путем ежедневных наблюдений в общепринятые сроки (9, 12, 15 и 18 часов) над следующими метеорологическими явлениями: а) над температурой почвы на глубине 20, 40, 80 и 120 см с помощью почвенных вытяжных термометров; б) над температурой на поверхности почвы с травостоем и без него с использованием максимального, минимального и срочного термометров; в) над температурой и относительной влажностью воздуха в травостое, непосредственно над травостоем и на высоте 1.2 м от поверхности почвы с помощью психрометров Ассмана; г) над скоростью ветра непосредственно над травостоем и на высоте около 2 м от поверхности почвы с применением ручного анемометра; д) над выпадением атмосферных осадков на высоте 2 м с помощью осадкомера Третьякова.

В результате изучения фитоклимата названных биогеоценозов отмечены некоторые общие закономерности хода метеорологических явлений в луговых биогеоценозах и их взаимосвязь, например взаимосвязь температуры и относительной влажности воздуха и т. п. Выявлены заметные различия изучаемых биогеоценозов по всем перечисленным метеорологическим показателям. Так, колебания температуры и относительной влажности воздуха более равномерно, более сглаженно протекают в травостое пырейника чистого, чем в травостое пырейника кермекового и узколистномятличника разнотравно-осочкового. Различия в ходе метеорологических явлений имеют место и в самих биогеоценозах в зависимости от позиции наблюдения: в травостое, непосредственно над ним, или на высоте 1.2 м от поверхности почвы. Полученные данные показывают, что даже в травяных биогеоценозах влияние растительного покрова сказывается на метеорологических процессах, в особенности на движении воздуха, температурном режиме и относительной влажности воздуха.

Выводы

Проведенные в пойме Нижнего Дона комплексные исследования луговых биогеоценозов позволяют сделать следующие выводы:

1. Выявленные феноритмотипы луговых доминант и различия в динамике их сезонного и погодичного (за разные годы) развития определяются не только биоморфологическими особенностями самих растений и ходом метеорологических условий, но и особенностями биогеоценоза в целом, следовательно, в известной мере специфичны для каждого биогеоценоза.

2. Вертикальное распределение надземной и подземной фитомасс исследуемых травяных биогеоценозов обусловлено размерами (объемом, «габаритом») растений-ценозообразователей и эколого-морфологическими их особенностями, а также особенностями наземной фитосреды и вертикального профиля почвенного покрова.

3. Выделенные в результате анализа горизонтального сложения исследуемых биогеоценозов парцеллы можно рассматривать как этапы (звенья) ценогенетического процесса смены одного типа биогеоценозов другими.

4. Фаунистический и микробный биокомплексы исследуемых биогеоценозов обладают некоторой спецификой, если не в видовом и групповом составе, то в количественном соотношении выявленных биологических групп организмов; лишь специфичность состава и численность позвоночных животных выявляются чаще в более крупных таксономических единицах (группах ассоциаций и формациях).

5. Наблюдается четко выраженная приуроченность почвообитающих беспозвоночных животных (в особенности фитофагов) и почвенной микрофлоры (в особенности ризосферной) к верхним горизонтам почвенного профиля, наиболее богатым гумусом и подземной фитомассой.

ЛИТЕРАТУРА

Крашенинников И. М., С. Г. Горшкова и Н. А. Иванова. (1928). Растительный покров Нижнего Дона. (Ботанико-географический очерк). Тр. Главн. бот. сада, 2, 2. — Понятовская В. М. (1960). Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению строения травяного или полукустарничкового сообщества в его сезонных изменениях. В сб.: Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Казахстана. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. Доклады совещания по стационарным геоботаническим исследованиям. — Серебряков И. Г. (1964). Жизненные формы высших растений и их изучение. Полевая геоботаника, 3. — Сочава В. Б. (1944). Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1.—Титов И. А. (1952). Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. — Шалыт М. С. (1960). Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. Полевая геоботаника, 2. — Ярошенко П. Д. (1958). К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. ж., 43, 3. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника.

Ростовский
государственный университет,
г. Ростов-на-Дону.

(Получено 19 X 1971).

SUMMARY

In result of complex stationary investigation of some natural biogeocoenoses in the lower Don river flood valley it was stated that: a) specific composition, structure and productivity of biogeocoenoses studied are different; b) the faunistic and microbic biocomplexes of biogeocoenoses posess certain specificity in quantitative proportion of species or biological groups of organisms, if not in species and group composition; c) the course of metheorological phenomena in overground and soil environment is specific for each biogeocoenosis as well.

УДК «344» «5» 581.162.3 : 582.542.1

А. Н. Пономарев, В. А. Банникова и М. Б. Русакова

О СУТОЧНОЙ ПЕРИОДИЧНОСТИ ОПЫЛЕНИЯ У БЛИЗКИХ АЛЛОПАТРИЧЕСКИХ ТАКСОНОВ ЗЛАКОВ

A. N. PONOMARYOV, V. A. BANNIKOVA AND M. B. RUSAKOVA. ON THE DAILY PERIODICITY OF POLLINATION IN CLOSE ALLOPATRIC TAXA OF GRASSES

Излагаются сведения о суточных сроках цветения и опыления и хромосомных числах у близких аллопатрических таксонов (в ранге видов или подвидов) — *Koeleria cristata* s. l., *Agrostis canina* s. l. и степных типчаков в разных провинциях Евразиатской степной области.

ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Суточная ритмика цветения и опыления — замечательный феномен антэкологии злаков. Он заключается в том, что цветение и опыление у каждого вида и даже у отдельных внутривидовых таксонов злаков приурочено к определенному периоду суток. Это явление трактуется сейчас как важнейшее приспособление злаков к анемофильному перекрестному опылению и как существенный таксономический признак, успешно используемый в систематике злаков (Пономарев, 1964, 1966, 1969 и др.;, Вовк, 1966, 1968а, б; Никифорова, 1966, 1969, 1970; Тверитинова, 1968, 1969; Прокудин, 1969, 1970; Прокудин и др., 1969; Слюсаренко, 1970, и др.).

Кроме того, нами было высказано предположение о вероятной роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков (Пономарев, 1959, 1969; Пономарев и Русакова, 1968). Различие в суточных сроках опыления отдельных популяций вида обусловливает их биологическую (репродуктивную) изоляцию и тем самым является предпосылкой симпатрического видообразования. Этот изолирующий механизм (хронэкологическая изоляция) закрепляет систематическую дифференциацию вида на внутривидовые таксоны, которые в дальнейшем ходе микроэволюции могут достигнуть видового уровня. Поэтому вполне понятно, что, вопреки ранее существовавшему мнению (Godron, 1873), систематически близкие виды злаков часто имеют весьма различную суточную опылительную ритмику.

Оставалось неясным, как обстоит дело с суточной периодичностью опыления у близких аллопатрических таксонов (видов, подвидов, рас), возникших в процессе географического (аллопатрического) видообразования. А таких видов, как известно, подавляющее большинство. Этот вопрос и рассматривается в предлагаемой статье. Мы ставили перед собой задачу охарактеризовать суточную опылительную ритмику и хромосомные числа у популяций близких аллопатрических таксонов степных злаков из Дауро-Монгольской (Забайкалье, Хакасия), Заволжско-Казахстанской (Зауралье, Заволжье) и отчасти Понтической (по литературным данным) провинций Евразиатской степной области (по Е. М. Лавренко, 1968).

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Объектами наших исследований служили полиморфные виды и циклы близких аллопатрических видов степных злаков, охватывающие своими ареалами почти всю Евразиатскую степную область. Таковы: *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. l. (=*Koeleria gracilis* Pers. s. l.), близкие аллопатрические виды полевиц из группы *Agrostis canina* s. l. (*A. trinii* Turcz., *A. vinealis* Schreb., *A. canina* L. s. str.) и родственные виды степных типчаков — *Festuca lenensis* Drob., *F. rupicola* Heuff., *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud. s. str. (включая *F. pseudovina* Hack.) и *F. beckeri* (Hack.) Smirn. У популяций этих видов были изучены суточная периодичность цветения и опыления и хромосомные числа — 2n (за немногими исключениями).

Исследования проведены в следующих географических пунктах: стационар «Харанор» Института географии Сибири и Дальнего Востока в Онон-Аргунских степях Забайкалья (Читинская область), окрестности с. Ново-Енисейка в степях Хакасии (Красноярский край), песчаные степи Прииртышья (Павлодарская область), Троицкий заповедник в степях Зауралья (Челябинская область). Для сопоставления привлекаются литературные данные о некоторых из упомянутых видов из Заволжья, Украины и Румынии (Nyarady a. Nyarady, 1964, Вовк, 1968а, б; Калениченко, 1968; Тарасов и Худякова, 1968; Худякова, 1968).

Методика изучения суточной ритмики цветения злаков описывалась нами неоднократно (Пономарев, 1960 и др.; Банникова, 1964). Суть ее заключается в следующем: этикетками отмечались 10 соцветий у разных особей в популяции данного вида и на этих соцветиях производился подсчет раскрывшихся цветков через 15—30 мин. в течение суточного периода цветения или тотчас же после взрыва цветения. Одновременно измерялись температура и относительная влажность воздуха аспирационным психрометром Асмана.

Подсчет хромосом производился на давленых препаратах кончиков корешков. Для получения таких корешков проращивались зерновки, собранные с тех же экземпляров злаков, за которыми велись антэкологические наблюдения.

Данные о суточной периодичности цветения и хромосомных числах относятся не к виду в целом, а лишь к конкретной изученной популяции. Поэтому в гербарий собирались именно те экземпляры в популяции, которые изучались с антэкологической и цитологической стороны. Работа велась под контролем агростолога Н. Н. Цвелева, проверившего и уточнившего определения гербария. Мы приносим ему благодарность.

Исследования выполнены в Забайкалье в 1968 г., в Хакасии в 1969—1970 гг., в степях Прииртышья в 1968 г., в Зауралье в 1953—1955 и 1960—1967 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Koeleria cristata (L). Pers. s. l.

Koeleria cristata — степной голарктический вид. Ареал его приводится в атласе Мейзеля (Meusel, 1965). Вид этот очень полиморфный. На огромном пространстве своего ареала он неоднороден. Изученные нами популяции этого вида из Забайкалья, Хакасии и Зауралья принадлежали, по заключению Цвелева, к трем разным подвидам. Следует заметить, что этот вид плохо изучен цитологически и антэкологически. Хромосомные числа у келерии для степей Евразии неизвестны, а указываются лишь для Британских островов и Центрального Кавказа (Хромосомные числа цветковых растений, 1969 : 538). Что касается суточных сроков цветения, то они были изучены в Зауралье, Стрелецкой степи, на Украине и в штате Небраска, но безотносительно к определенным внутривидовым таксонам (Jones a. Newell, 1946; Оловянникова, 1949; Пономарев, 1954, 1966; Калениченко, 1968). Надлежало заполнить указанные пробелы.

Забайкальская популяция келерии из хамеродосово-типчаковой (Chamaerhodos erecta—Festuca lenensis) и типчаково-пижмовой (Festuca lenensis—Tanacetum sibiricum) ассоциаций Онон-Аргунской степи принадлежала к *Koeleria cristata* ssp. *glabra* Regel. Она представляла собой тетраплоид (2n=28). В этих ассоциациях проведены с 15 по 20 VI 1968 антэкологические наблюдения. Массовое цветение происходило с 15 по 27 VI. Цвела и пылила келерия всегда во вторую половину дня, с 14 до 24 час. в жаркую и сухую погоду в диапазоне температур 17—27°, при относительной влажности воздуха 22—70%. Суточный период цветения у забайкальской популяции келерии длителен (около 7—10 час.); цветение нарастало и убывало постепенно, достигая максимума в 16—17 час.

Иной была суточная периодичность цветения келерии в Хакасии. Оно осуществлялось здесь, как и в Забайкалье, в условиях устойчивой жаркой и сухой погоды при температурах 21—32° С и относительной влажности воздуха 28—77%. Судя по 4-дневным наблюдениям (19—23 VI 1969), хакасская популяция келерии цвела и пылила здесь на протяжении всего дня с 9—10 час. до 19—20 час. (19 и 23 VI) или в околополуденное время — с 10.30 до 14.30 (22 VI), причем в том и другом случае максимумы раскрывания цветков совпадали с очень высокой температурой (28—32°).

Изучавшаяся нами хакасская популяция келерии была отнесена Цвелевым к ssp. *krylovii* (Reverd.) Tzvel. В цитологическом отношении она оказалась диплоидной (2n=14). Наблюдения были сделаны в тонконогово-типчаковой ассоциации (*Koeleria cristata* ssp. *krylovii* — *Festuca valesiaca*).

Описанные выше различия в суточной ритмике цветения и опыления забайкальской и хакасской популяций келерии (*K. cristata* ssp. *glabra* и *K. cristata* ssp. *krylovii*) отнюдь нельзя объяснить влиянием экологических (погодных) условий. Последние были одинаковы и устойчивы в том и другом случае. Более вероятно, что описанные различия в суточной опылительной ритмике связаны с систематическим обособлением и, может быть, с цитологическими особенностями этих внутривидовых таксонов.

Еще более резко отличается по суточной опылительной ритмике зауральская популяция келерии. Соответствующие наблюдения были сделаны в разнотравно-ковыльной степи Троицкого заповедника еще в 1953—1955 гг., а в последующие годы они многократно проверялись. Келерия неизменно цвела и пылила здесь на исходе ночи, на рассвете и рано утром с 3—4 до 7—8 час. В теплые ночи и утра раскрывание цветков начиналось около 3 час. и даже несколько раньше, а на рассвете (4 часа) популяция келерии находилась уже в состоянии массового цветения и пыления. В такие теплые утра при температуре 10—17° и относительной влажности воздуха 70—95% раскрывание цветков и рассеивание пыльцы заканчивались к 7 час. В холодные и росистые утра цветение келерии задерживалось. Раскрывание цветков и удлинение тычиночных нитей происходило и при очень низкой температуре (4—7°), в густой пелене тумана и при обильной росе, но крайне медленно; оно как бы тормозилось. Пыление в этом случае наступало уже после восхода солнца и высыхания росы на пыльниках — вскоре после 5.30 при температуре $> 8°$ и относительной влажности воздуха менее 97%. В такие утра рассеивание пыльцы заканчивалось к 8—9 час., особенно в тени и в затишье от ветра.

Зауральская популяция келерии из Троицкого заповедника отнесена Цвелевым к подвиду — ssp. *cristata* Pers.; она была гексаплоидной (2n=42).

Такие же суточные сроки цветения и опыления *Koeleria cristata* s. l. были установлены И. Н. Оловянниковой (1949) в Стрелецкой степи и Джонсом и Ньюэллом (Jones a. Newell, 1946) в штате Небраска.

Изложенные факты свидетельствуют о том, что полиморфный вид *K. cristata* подвергся в степях Евразии систематической дифференциации на полиплоидный ряд аллопатрических таксонов (подвидов), различающихся (в числе других признаков) не только по плоидности (2n, 4n, 6n), но и по суточной периодичности цветения и опыления.

Agrostis canina s. l.

Подобное же явление обнаружено у близких аллопатрических таксонов (видов) из цикла *Agrostis canina* s. l. Из них нужно прежде всего упомянуть об *A. trinii* Turcz.

Полевица Триниуса — широко распространенный восточносибирский вид, выступающий в качестве эдификатора в луговых степях, на солонцеватых и влажных злаково-разнотравных лугах (Сергиевская, 1968). Наблюдения за ней проведены 2—4 VI 1968 в вострецово-вейниковой (Aneurolepidium pseudagropyrum—Calamagrostis epigeios) ассоциации Онон-Аргунской степи.

Цветение и опыление полевицы Триниуса происходило между 3 и 7 час. при температуре 9.8—17.6° и относительной влажности воздуха 62—97%. В период цветения стояла тихая и теплая погода. Изученная популяция полевицы Триниуса была тетраплоидной (2n=28). Это же число хромосом указано для данного вида А. П. Соколовской (1937).

К *A. trinii* очень близок лесостепной (лугово-степной) вид *A. vinealis* Schreb., более известный в литературе под названием *A. syreistschikowii* Smirn. (Цвелев, 1968 : 77). Названный автор считает этот вид европейским, но, видимо, это не так. Он безусловно произрастает в степях Зауралья (личные наблюдения) и Северного Казахстана (Исаченко и Рачковская, 1961), но не указывается в степях Западной и Средней Сибири (Сергиевская, 1961; Ревердатто, 1964). По-видимому, он встречается и здесь, но не выделяется из состава сборного вида *A. canina* s. l. Во всяком случае, наши сборы из Хакасии были определены Цвелевым как *Agrostis vinealis* Schreb. (=*A. syreistschikowii* Smirn.).

Полевица виноградниковая или Сырейщикова изучалась нами сначала в Троицком заповеднике (Зауралье), где она произрастает в лугово-степных сообществах приколочных степных участков и в разнотравно-ковыльной степи. Цветет она обычно в последней декаде июня, иногда в первых числах июля. По многолетним наблюдениям, суточный период цветения и опыления этой полевицы всегда падает на послеполуденное время — с 17 до 19 часов. Летом 1966 г. цветение продолжалось только 5 дней — с 28 VI по 2 VII и происходило с 17.30 до 19 час. при 26—30° и относительной влажности воздуха 40—60%. Оно осуществлялось в пределах 1—1.5 часов в форме последовательных, быстро следующих друг за другом взрывов (порций) цветения.

Совершенно так же протекало цветение и опыление хакасской популяции *A. vinealis*, изученной нами в лугово-степной злаково-разнотравной ассоциации на поляне в березовом лесу. Цветение происходило с 25 по 30 VI 1969 в послеполуденное время, между 17 и 19 час., при 26—29° и относительной влажности воздуха 48—60%.

Цветение носило, видимо, тоже порционный характер, но раскрывание цветков происходило так дружно, что не удалось разграничить отдельные взрывы цветения. Зауральская и хакасская популяции *A. vinealis* оказались, по нашим данным, тетраплоидными 2n=28. Также тетраплоидной была и украинская популяция этого вида (=*A. syreistschikowii*), причем цвела она опять-таки в послеполуденное время, хотя и несколько раньше (Вовк, 1966, 1968б).

Как следует из приведенных данных, от Украины до Хакасии распространен один лугово-степной вид — *A. vinealis* Schreb. Популяции его с Украины, Зауралья и Хакасии обнаружили одинаковые хромосомные числа (2n=28) и одинаковую суточную периодичность цветения и опыления.

Очень близким к евразиатскому луговостепному виду *A. vinealis* (=A. *syreistschikowii*) является европейский луговой вид *A. canina* L. s. str. Украинская популяция этого вида, изученная А. Г. Вовк (1968а, б), оказалась диплоидной (2n=14) и резко отличалась по суточной ритмике цветения от других популяций *A. vinealis*. Она цвела и пылила рано утром — с 4 до 6 час. 30 мин.

Итак, *Agrostis trinii* Turcz., *A. vinealis* Schreb. и *A. canina* L. s. str. образуют полиплоидный ряд близко родственных аллопатрических видов с викарными ареалами. Эти виды возникли в процессе географического аллопатрического видообразования в результате систематической дифференциации общего предкового вида, сопровождавшейся полиплоидизацией. Каждый из этих трех аллопатрических видов характеризуется своей особенной суточной периодичностью цветения и опыления. По-видимому, нет прямой и обязательной связи суточной периодичности цветения с плоидностью, поскольку таксоны с одинаковыми хромосомными числами (*A. trinii*, *A. vinealis*) цвели в разное время суток, а таксоны с разными числами (*A. trinii*, *A. canina* s. str.) обладали одинаковым суточным периодом цветения.

Степные типчаки

Нами была также сделана попытка изучить в тех же опорных пунктах степной области суточную ритмику и хромосомные числа у степных типчаков. Это довольно трудно сделать, так как систематика и география их плохо изучены, а номенклатура весьма запутана. Существенные разъяснения по данному вопросу сделаны в последнее время А. К. Скворцовым (1964) и Н. Н. Цвелевым (1968).

Нами были изучены *Festuca lenensis* Drob., *F. rupicola* Heuff., *F. valesiaca* Schleich., *F. beckeri* (Hack.) Smirn. Из них первые два вида являются вполне аллопатрическими, имея самостоятельные, географически замещающие ареалы. Овсяница ленская *F. lenensis* — восточносибирский вид, распространенный в степях Восточной Сибири, Забайкалья и, по-видимому, Северной Монголии. Скворцов (1964 : 217) отождествляет и объединяет его с двумя другими восточносибирскими видами овсяниц (*F. pseudosulcata* Drob., *F. kolymensis* Drob.) под названием *F. kolymensis* Drob.

К овсянице ленской весьма близка овсяница скалистая или бороздчатая *F. rupicola* Heuff. (=*F. sulcata* (Hack.) Nym. nom. illeg.). Этот вид отнюдь не является понтическим, как ранее принято было думать, но, помимо причерноморских степей, весьма обычен также в степях Западной Сибири и Северного Казахстана (Скворцов, 1964 : 218), а может быть, даже и восточнее. По мнению Цвелева (1968 : 172), он принадлежит к полиморфному циклу *F. valesiaca* s. l., являясь хорошо обособленной эколого-географической расой последнего. П. А. Смирнов (1945 : 48; 1958 : 91) был склонен даже генетически связывать *F. sulsata* с *F. lenensis* как предковым видом и на этом основании выводил ее из восточносибирского центра, считая континентальным по происхождению элементом.

Следуя Цвелеву (1968 : 172), мы относим к *F. valesiaca* Schleich. s. str. вид *F. pseudovina* Hack. ввиду крайней трудности разграничения этих таксонов. В степях Западной Сибири, Хакасии и Забайкалья *F. pseudovina* трактуется, однако, в качестве самостоятельного вида (Крылов, 1928; Ревердатто, 1964; Сергиевская, 1968). *F. rupicola* (=*F. sulcata*) и *F. valesiaca* s. str. (=*F. pseudovina*) являются симпатрическими видами, поскольку ареалы их совпадают. Точно так же симпатрическими являются виды другой пары типчаков *F. valesiaca* s. str. и *F. beckeri*, поскольку ареал второго вида как бы включен в ареал первого. *F. beckeri* (=*F. polesica* Zapal.) — псаммофитный эуксерофильный вид. Родственные связи его неясны — его связывают либо с *F. ovina* s. str., либо с *F. sulcata* (Смирнов, 1958 : 92). Этот вид был изучен нами в песчаных степях Прииртышья (Павлодарская обл.).

Рассмотрим теперь суточную ритмику цветения и опыления у перечисленных аллопатрических и симпатрических видов овсяницы в разных географических пунктах степной области.

Овсяница ленская *F. lenensis* обильно произрастает в типчаково-хамеродосовой (F. lenensis — Chamaerhodos erecta) и тырсово-пижмовой (Stipa baicalensis — Tanacetum sibiricum) ассоциациях Харанорского степного стационара. Массовое цветение ее в 1968 г. наблюдалось с 15 по 20 VI. Цветение в течение этих шести дней неизменно происходило в послеполуденное время, с 15 до 20 час., в теплую и сухую погоду при температуре 18.6—27.6° и относительной влажности воздуха 27—60%. В прохладную и пасмурную погоду, даже без дождя, при температуре $< 18°$ овсяница ленская не цвела; эта температура, видимо, близка к минимальной. Цветение имело порционный характер. Межпорционные паузы очень коротки (около 15 мин. и менее). Цитологически популяция овсяницы ленской с Харанорского стационара оказалась тетраплоидной ($2n=28$).

Очень сходно протекает цветение у зауральской популяции аллопатрического вида — овсяницы скалистой или бороздчатой *F. rupicola* (=*F. sulcata*). Оно описывалось нами неоднократно (Пономарев, 1959; Пономарев и Турбачева, 1962; Пономарев и Русакова, 1968), а поэтому здесь нет надобности останавливаться на нем подробно. Отметим только, что зауральская популяция этого вида всегда цвела, судя по многолетним наблюдениям, в послеполуденное время, между 15—16 и 18—19 час., но в течение каждого дня суточный период цветения был ограничен 1—1.5 часами. Большей частью цветение происходило между 16 и 17 час. при 20—28° и относительной влажности воздуха 25—50%. Минимальная температура для цветения типчака — 17—18°; в очень знойные дни ($> 30°$) цветение смещалось на более поздние сроки (19—20 час.), когда оно осуществлялось уже после спада дневного зноя. Цветение порционное, порционные взрывы цветения разделены небольшими (15—20 мин.) паузами и стимулируются колебаниями температуры, обычно в сторону ее понижения. Зауральская популяция *F. rupicola* из Троицкого заповедника была гексаплоидной ($2n=42$).

В Троицком заповеднике было обнаружено замечательное явление биологической репродуктивной изоляции *F. rupicola* (=*F. sulcata*) и *F. valesiaca* (=*F. pseudovina*), обусловленной несовпадением суточных периодов опыления этих двух видов. У *F. rupicola* опыление начиналось на 1—1.5 часа позднее, т. е. после того как у *F. valesiaca* оно заканчивалось. Популяция *F. valesiaca* в Троицком заповеднике была диплоидной ($2n=14$). Цвела и пылила она обычно в 14—15 час. (Пономарев, 1959; Пономарев и Русакова, 1968).

Подобное же явление биологической изоляции популяций этих двух симпатрических видов было констатировано А. О. Тарасовым и Л. П. Худяковой (1968) и Л. П. Худяковой (1968) в степях Заволжья. Иначе говоря, это явление действительно существует в природе, отнюдь не является уникальным, а имеет, видимо, широкое распространение и важное биологическое значение. Об этом же говорит наличие подобных отношений у другой пары симпатрических видов степных типчаков — *F. valesiaca* s. str. (=*F. pseudovina*) и *F. beckeri*.

Эти два вида были изучены нами в 1968 г. в песчаной ковыльно-типчаковой степи Прииртышья (Павлодарская обл., Ямышинский совхоз). В таких степях эдификатором является ковыль песчаный или перистый *Stipa pennata* L. s. str., а соэдификаторами — *F. sulcata* и *F. beckeri* (Калинина, 1961). В том конкретном фитоценозе, в котором проводились наблюдения, ковыль играл подчиненную роль, а доминировали типчаки, что было связано с предшествующим пастбищным использованием участка. Среди типчаков преобладала *F. beckeri*, *F. valesiaca* играла второстепенную роль, а *F. rupicola* совсем не была обнаружена.[1] Оба упомянутых вида типчака произрастали совместно, бок о бок, в одном сообществе. Фенологические сроки цветения их частично совпадали, но все же *F. valesiaca* зацвела примерно на 2—3 дня раньше. Так, 2 VI 1968, в день начала наших наблюдений, у *F. valesiaca* было уже массовое цветение, тогда как *F. beckeri* только приступала к цветению. У первого вида оно закончилось 7 VI, а у второго — 10 VI.

---

[1] Определение проверено и подтверждено А. К. Скворцовым и Н. Н. Цвелевым.

Суточные сроки цветения этих двух типчаков, экологически и систематически весьма близких, не совпадали. *F. valesiaca* цвела и пылила обычно между 14 час. 30 мин. и 16 час. 30 мин. при 22—29° и относительной влажности воздуха 50—86%. Цветение было порционным, причем отдельные взрывы цветения (2—4) следовали друг за другом с паузами в 15—30 мин. В общем павлодарская популяция овсяницы валезийской по суточной периодичности и характеру цветения была тождественна зауральской популяции этого вида.

У *F. beckeri* цветение происходило позднее, уже в предвечернее время, между 17.30 и 19.30 при 21—25° и 56—90% относительной влажности воздуха. Порционность цветения не отмечена. Интервал между суточными периодами цветения и опыления овсяницы валезийской и овсяницы Беккера равен приблизительно 1.5 часам. Изученная популяция этой овсяницы из павлодарских песчаных степей была диплоидной (2n=14). В литературе для *F. beckeri* указывается 2n=14 и 28 (Левитский и Кузьмина, 1927; Петрова, 1968).

Итак, у двух симпатрических видов овсяниц — *F. valesiaca* и *F. beckeri* из песчаных степей Прииртышья обнаружилась биологическая изоляция вследствие несовпадения суточных периодов опыления.

Все эти факты крайне любопытны. Интерпретация их дана в предшествующей работе (Пономарев и Русакова, 1968). Однако нас сейчас занимает другая сторона данного явления — различия в суточной опылительной ритмике не у симпатрических, а именно у аллопатрических таксонов. В этом аспекте привлекает внимание весьма своеобразная опылительная ритмика у хакасских типчаков.

В степях Хакасии встречаются, судя по В. В. Ревердатто (1964), несколько видов типчаков. Из них мы изучили два наиболее распространенных в степях вида — *F. rupicola* (=*F. sulcata*) и *F. valesiaca* (=*F. pseudovina*),[1] т. е. те же самые, что и в степях Зауралья. Результаты наблюдений были крайне обескураживающими: хакасские популяции обоих видов цвели не в послеполуденное время, как этого мы ожидали и как это свойственно узколистным овсяницам из секции *Ovinae*, а утром.

Наблюдения были сделаны в 1969 г. на левом степном берегу р. Енисея у с. Ново-Енисейка в течение 5 дней (19—23 VI) в условиях устойчивой, сухой и теплой погоды. Оба вида цвели в течение суток в сущности одновременно: с 6—7 до 8—9 час. при 17—22° и относительной влажности воздуха 50—90%. Между суточными периодами цветения и опыления этих двух видов интервала не обнаружено. Следует заметить, что популяция *F. valesiaca* начинала цвести примерно на 30 мин. раньше, но в дальнейшем цветение обоих видов совпадало или хотя бы частично налегало во времени. Популяции того и другого вида были диплоидными (2n=14).

Утреннее цветение степных типчаков в Хакасии было столь неожиданным явлением, противоречащим имеющимся представлениям, что мы склонны были считать его аномальным и случайным уклонением. Но это оказалось не так. Специальные контрольные повторные исследования, предпринятые летом 1970 г., полностью подтвердили факт утреннего цветения этих двух видов типчаков Хакасии. Утреннее цветение наблюдалось нами сразу в Бейском и Усть-Абаканском районах Хакасии. Оно представляет собой вполне «законное», хотя и уклоняющееся явление. По-видимому, изученные нами хакасские популяции типчаков с утренним цветением, относящиеся формально к *F. valesiaca* и *F. rupicola*, представляют на самом деле нечто особенное и принадлежат, вероятно, к каким-то особым таксонам, скрытым (криптическим) видам.

Следует заметить, что утреннее цветение овсяницы бороздчатой было отмечено Л. И. Кащенко (1961) в Киргизии.

---

[1] Определение проверено и подтверждено Н. Н. Цвелевым.

Для удобства обозрения и сопоставления данные о суточной периодичности цветения и опыления и хромосомных числах изученных аллопатрических таксонов сведены в таблицу.

Суточная периодичность цветения и хромосомные числа у близких аллопатрических таксонов злаков

Таксон	Географический район (пункт)	Суточный период цветения (часы)	Хромосомные числа 2n
Koeleria cristata Pers. s. l.			
K. cristata ssp. *glabra* Regel	Забайкалье	14—24	28
K. cristata ssp. *krylovii* (Reverd.) Tzvel.	Хакасия	9—20	14
K. cristata ssp. *kristata* (L.) Pers.	Зауралье	3—8	42
Agrostis canina s. l.			
A. trinii Turcz.	Забайкалье	3—7	28
A. vinealis Schreb.	Хакасия	17—19	28
То же	Зауралье	17—19	28
» »	Украина	. 14—17.30	28
A. canina L. s. str.	»	4—6	14
Степные типчаки			
Festuca lenensis Drob.	Забайкалье	15—20	28
F. rupicola Heuff.	Хакасия	6—7 — 8—9	14
F. valesiaca Schleich.	»		
То же	Степи Прииртышья (Павлодар)	14.30—16.30	—
			14
F. beckeri (Hack.) Smirn.		17.30—19.30	
F. rupicola Heuff.	Зауралье	16—17 (19)	42
F. valesiaca Schleich.	»	14—15.30	14
F. rupicola Heuff.	Заволжье	15.45—16.45	—
F. valesiaca Schleich.	»	14—15	—

Итак, в процессе географического видообразования происходит систематическая дифференциация предкового вида с обособлением в разных частях его ареала близкородственных аллопатрических таксонов. Наблюдения над полиморфными видами *Koeleria gracilis* s. l., *Agrostis canina* s. l. и близкими видами степных типчаков (из родства *F. valesiaca* s. l.) показали, что каждому из таких аллопатрических таксонов свойственна своя особая суточная ритмика цветения и опыления. Суточная периодичность цветения и опыления действительно является хорошим таксономическим признаком.

Следует оставить открытым вопрос о зависимости суточной периодичности опыления от плоидности. В полиплоидном ряду аллопатрических таксонов такая зависимость иногда действительно проявляется, но она отнюдь не является безусловной и обязательной. Это хорошо видно из обзорной таблицы.

Изучение суточной периодичности цветения и опыления злаков в географическом, систематическом и цитологическом аспектах еще только начато. Открылся целый круг новых явлений, но материала по данному вопросу имеется еще столь мало, что делать какие-либо определенные заключения было бы неосторожно.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. А. (1964). О цветении луговых злаков. Уч. зап. Пермск. унив., 114. — Вовк А. Г. (1966). Про строки та ритми цвітіння українських мітлиць (род *Agrostis* L.). Укр. бот. ж., 23, 4. — Вовк А. Г. (1968а). Итоги критического изучения полевиц Украины. В сб.: Биол. наука в унив. и педаг. институтах Украины за 50 лет. — Вовк А. Г. (1968б). Полевицы (род *Agrostis* L.) украинской флоры. Автореф. дисс. — Исаченко Т. И. и Е. И. Рачковская. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — Калениченко М. Г. (1968). К биологии цветения украинских тонконогов (*Koeleria* Pers.). В сб.: Биол. наука в унив. и педаг. институтах Украины за 50 лет. — Калинина А. В. (1961). Песчаные степи Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 13. — Кащенко Л. И. (1961). К биологии овсяницы бороздчатой. Тр. Киргиз. с.-х. инст., 11, 1. — Крылов П. Н. (1928). Флора Западной Сибири, 2. — Лавренко Е. М. (1968). Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. — Левитский Г. А. и Н. Е. Кузьмина. (1927). Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 3. — Никифорова Н. Б. (1966). Материалы по цветению видов рода *Aegilops*. Научн. тр. Ташкентск. унив., 283. — Никифорова Н. Б. (1969). Суточный ритм цветения некоторых однолетних видов рода *Bromus* L. В сб.: Вопросы антэкологии. — Никифорова Н. Б. (1970). Суточный ритм некоторых эфемеровых злаков. Автореф. дисс. — Оловянникова И. Н. (1949). Экология и суточный ритм цветения растений Стрелецкой степи. Научно-метод. зап. Гл. упр. по заповедн., 12. — Петрова О. А. (1968). Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания на материале некоторых злаков флоры УССР. Автореф. дисс. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. ж. 39, 5. — Пономарев А. Н. (1959). О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack. и *Festuca pseudovina* Hack. ДАН СССР, 127, 8. — Пономарев А. Н. (1960). Суточный ритм и экология цветения костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.). Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 3. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. унив., 114. — Пономарев А. Н. (1966). Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. Бот. ж., 51, 1. — Пономарев А. Н. (1969). О роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков. В сб.: Вопросы антэкологии. — Пономарев А. Н. и М. Б. Русакова. (1968). Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков. Бот. ж., 53, 10. — Пономарев А. Н. и Т. П. Турбачева. (1962). Взрывчатое и порционное цветение злаков. ДАН СССР, 146, 6. — Прокудин Ю. Н. (1969). О возможности использования данных антэкологии злаков для решения таксономических вопросов. В сб.: Вопросы антэкологии. — Прокудин Ю. Н. (1970). Опыт комплексного применения различных методов при таксономическом изучении дикорастущих злаков. Бот ж., 3. — Прокудин Ю. Н., Л. П. Слюсаренко, В. В. Тверитинова, М. Г. Калениченко. (1969). Строки і добові ритми цвітіння дикорослих злаків як можливі таксономічні ознаки. Укр. бот. ж., 26, 6. — Ревердатто В. В. (1964). Флора Красноярского края, 2. Злаки. — Сергиевская Л. П. (1961). Флора Западной Сибири П. Н. Крылова, 12. — Сергиевская Л. П. (1968). Флора Забайкалья, 2. Злаковые. — Скворцов А. К. (1964). *Festuca* L. Арктическая флора СССР. — Слюсаренко Л. П. (1970). Костры (рода *Zerna* Panz., *Anisantha* C. Koch, *Bromus* L.) украинской флоры. Автореф. дисс. — Смирнов П. А. (1945). К систематике и географии среднерусских представителей группы *Festuca ovina* s. ampliss. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., 50, 1—2. — Смирнов П. А. (1958). Флора Приокско-Террасного государственного заповедника. Тр. Приокско-Террасн. гос. заповедн., 2. — Соколовская А. П. (1937). Кариогеографическое исследование рода *Agrostis* L. Бот. ж., СССР, 22, 5. — Тарасов А. О. и Л. П. Худякова. (1968). О всестороннем изучении вида в целях систематики на примере *Festuca sulcata* Hack. В сб.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап. Ульяновск. пед. инст., 23, 3. — Тверитинова В. В. (1968). О сроках и ритмах цветения овсяницы бороздчатой. В сб.: Биол. наука в унив. и пед. институтах Украины за 50 лет. — Тверитинова В. В. (1969). О цветении отдельных форм овсяницы бороздчатой *Festuca sulcata* Hack. В сб.: Вопросы антэкологии. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Худякова Л. П. (1968). Наблюдения за цветением *Festuca sulcata* var. *valesiaca* Koch. В сб.: Вопросы биогеографии Средн. и Нижн. Поволжья. Саратов. — Цвелев Н. Н. (1968). Злаки. Растения Центральной Азии, 4.— Godron A. (1873). De la floraison des Graminées. Mem. Soc. Nat. Sci. naturel. Cherbourg, 7. — Jones M. D. a. L. C. Newell. (1946). Pollination cycles and pollen dispersal in relation to grass improvement. Nebrasca Exp. Sta. Res. Bull., 148. — Meusel W. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. — Nyarady E. I. a. A. Nyarady. (1964). Studie über die Arten der Section *Ovinae* Fr. der Gattung *Festuca* in der RVR (Zweiter Teil). Rw. roumaine biol., ser. bot., 9, 3.

Пермский
государственный университет.

(Получено 14 IV 1972).

SUMMARY

The article presents data on the daily flowering and pollination terms and chromosome numbers of close allopatric taxa (in the rank of species or subspecies) *Koeleria cristata* s. l., *Agrostis canina* s. l. and steppe species of *Festuca* in different provinces of Euroasiatic steppe region. These taxa, forming a polyploid row, differ in daily flowering terms. Daily rhythms of flowering in grasses are a good taxonomic character.

УДК 581.132 : 58.036 : 581.526.533 (571.651.8)

Т. В. Герасименко

ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ У РАСТЕНИЙ ТУНДР ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

С 4 рисунками

T. V. GERASIMENKO. DEPENDENCE OF PHOTOSYNTHESIS ON TEMPERATURE IN TUNDRA PLANTS OF WRANGEL ISLAND

Тепловой фактор в Арктике является фактором в минимуме, поэтому представляет значительный интерес выяснить влияние температуры на фотосинтез арктических растений. У 14 видов высших растений о. Врангеля исследована радиометрическим методом зависимость фотосинтеза от температуры в разные сроки вегетационного периода. Установлено, что фотосинтез может осуществляться в широком диапазоне температур, от —3 до +45°; зона оптимальных температур расположена около +20°, что значительно выше температуры, преобладающей в естественных условиях произрастания. Показано, что температурный оптимум фотосинтеза остается неизменным в течение всего периода вегетации. Приведенные в работе данные свидетельствуют о широком диапазоне приспособленности ассимиляционного аппарата растений к различным температурам.

Фотосинтез является одним из наиболее чувствительных к температуре процессов жизнедеятельности растений. Различным сторонам действия и последействия температуры на фотосинтез посвящено немало исследований. Критический анализ работ о последействии температуры на фотосинтез дан в обзоре О. А. Семихатовой (1960). Серия работ А. Пизека с сотрудниками посвящена выяснению влияния температуры на фотосинтез растений Альп (Pisek, 1960; Pisek и др., 1967, 1968, 1969), в них же приводится обзор температурных кривых фотосинтеза различных видов растений. Названные работы интересны не только экспериментальными данными, но и теоретическими разработками о зависимости фотосинтеза от температуры. В них анализируются причины прекращения фотосинтеза в области температурного максимума и минимума, разбирается вопрос о подвижности температурного оптимума в зависимости от продолжительности экспозиций, условий освещения во время измерений фотосинтеза, а также от условий, им предшествующих, и т. д.

В настоящее время сложилось направление по изучению фотосинтеза у растений с экспериментально повышенной теплоустойчивостью, успешно развиваемое В. Я. Александровым с сотрудниками (Александров, 1955, 1963; Лютова, 1963; Лютова и Кислюк, 1971). Все больше появляется работ, посвященных изучению влияния температуры на фотосинтетический метаболизм углерода (Тарчевский, 1964; Мамушина и Заленский, 1971).

Особый интерес представляет вопрос о зависимости фотосинтеза от температуры у растений, произрастающих в крайних условиях существования (высокогорья, пустыни, Арктика). Результаты таких исследований дают материал для понимания причин стойкости ассимиляционного аппарата растений к неблагоприятному воздействию факторов внешней среды, помогают объяснить характер дневных и сезонных изменений фотосинтеза в естественных условиях и наметить причины, обусловливающие максимальную интенсивность этого процесса. В некоторых случаях такие исследования помогают решить вопрос о причинах, определяющих границу ареалов отдельных видов растений.

Наиболее обширный материал накоплен по температурной зависимости фотосинтеза у растений высокогорий. Основные результаты исследований приводятся в сводках Транквилини (Tranquillini, 1964), Муни и Билингса (Mooney a. Billings, 1968); следует отметить также исследования, проведенные на Памире (Заленский, 1949; Глаголева и Филиппова, 1965), в Альпах (Pisek u. Winkler, 1959; Tranquillini, 1964; Pisek и др., 1967, 1969), в горах Калифорнии (Mooney a. West, 1964; Mooney и др., 1964).

Гораздо меньше изучено влияние температуры на фотосинтез растений жарких пустынь (Фазылова, 1961; Вознесенский и др., 1970). Почти совсем не изученными в этом отношении остаются растения Крайнего Севера. Первые ориентировочные данные о зависимости фотосинтеза от температуры для растений Западного Таймыра приводятся В. М. Швецовой (1970). Из работ, посвященных арктическим растениям, также можно отметить работы Муни с сотрудниками, которые исследовали последействие температуры на фотосинтез арктических и альпийских рас некоторых видов растений (Mooney u. Billings, 1961, 1968).

Целью нашей работы было изучение зависимости фотосинтеза от температуры у арктических растений о. Врангеля в разные сроки вегетационного периода.

Природные условия и объекты исследования

Наши исследования проводились в восточном секторе Советской Арктики, на о. Врангеля (бухта Роджерса, 70° с. ш., 178° з. д.) летом 1971 г. Известно, что климат острова весьма суров. Средняя температура воздуха в январе —23.3°, в июле — +2.4°, безморозный период отсутствует. Растения о. Врангеля вегетируют около двух месяцев, причем среднесуточная температура воздуха в этот период не превышает +5°. Частые туманы, постоянные ветры, значительная облачность усугубляют суровость природных условий.

Метеорологические характеристики, приводимые для высоты 2 м, не дают представления о микроклимате в растительном покрове тундры (Тихомиров, 1963). Для того чтобы иметь представление об условиях произрастания низкорослых арктических растений о. Врангеля, мы вели регулярные микроклиматические наблюдения на нескольких участках тундры, а также круглосуточно измеряли температуру листьев у 14 видов растений. Приводим суточный ход названных характеристик 5 VII (рис. 1). Из рисунка можно заключить, что в отдельные дни растения могут находиться в весьма благоприятных условиях освещенности и температуры. Температура корнеобитаемого слоя почвы может превышать +10° (рис. 2), а листья растений в полуденные часы прогреваются до +17°, иногда +20°. Правда, бо́льшую часть суток даже в наиболее теплые дни температура листьев остается ниже +8, +10°. В пасмурную погоду, по нашим измерениям, температура листьев изменяется в таких пределах: ночью от 0 до +4°, днем от +5 до +10°.

Таким образом, даже в суровых климатических условиях о. Врангеля в отдельные часы наиболее теплых дней могут складываться достаточно благоприятные микроклиматические условия для роста и развития растений.

Растительность о. Врангеля долгое время включали в зону полярных пустынь (Городков, 1958), в последнее время ее относят к подзоне арктических тундр (Петровский, 1967; Александрова, 1971). В районе бухты Роджерса, где проводились наши исследования, распространены осоково-пушицевые и разнотравно-осоково-моховые тундры. На пологих склонах сопок преобладают пятнистые щебнистые тундры, занятые кустарничково-разнотравно-мохово-лишайниковыми сообществами.

Флора острова состоит примерно из 312 видов сосудистых растений (Петровский, 1973). По подсчетам Б. Н. Городкова (1958), не менее 90% сосудистых растений о. Врангеля являются арктическими видами.

Объектами наших исследований были 14 видов растений, доминирующих в тундрах острова. Среди них кустарнички: *Dryas punctata* Juz., *Salix glauca* L., *S. phlebophylla* Anderss.; многолетние травянистые однодольные: *Carex lugens* Holm, *Alopecurus alpinus* Sm.; многолетние травянистые двудольные: *Caltha arctica* R. Br., *Rumex arcticus* Trautv., *Claytonia arctica* Adams, *Rhodiola borealis* Boriss., *Astragalus umbellatus* Bunge, *Lagotis minor* (Willd.) Standl., *Artemisia furcata* M. B., *Nardosmia frigida* (L.) Hook., *Saussurea tilesii* Ledeb.

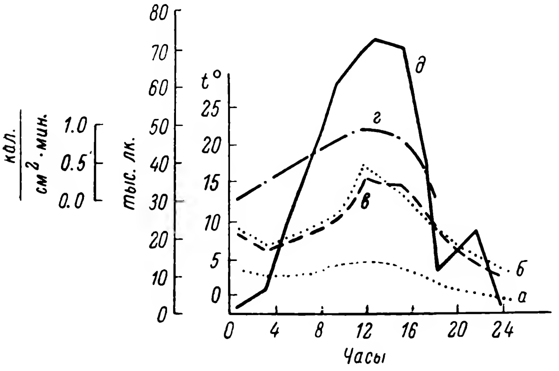


Рис. 1. Суточный ход основных метеорологических элементов и освещенности в кустарничково-разнотравной тундре о. Врангеля, 5 VII 1972.

а — температура воздуха на высоте 2 м; *б* — на высоте 5 см; *в* — температура листьев *Salix glauca* в растительном покрове; *г* — освещенность на уровне растительного покрова (горизонтальная поверхность); *д* — суммарная радиация, приходящаяся на горизонтальную поверхность.

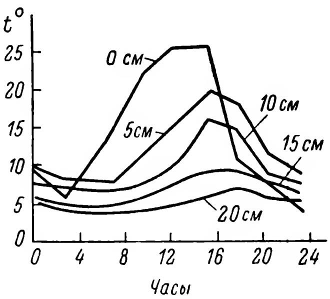


Рис. 2. Суточный ход температуры почвы на различных глубинах в кустарничково-разнотравной тундре о. Врангеля, 5 VII 72.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика местообитаний растений, доминирующих в фитоценозах тундр о. Врангеля (район бухты Роджерса)

Вид	Местообитание
Dryas punctata, *Salix phlebophylla*	Пологий сухой склон, пятнистая, дриадово-ивнячково-камнеломковая тундра.
Caltha arctica, *Alopecurus alpinus*, *Rumex arcticus*	У ручья, вытекающего со снежника, осоково-пушицевая тундра
Astragalus umbellatus	Влажная, бугорковатая, разнотравно-осоковая тундра
Nardosmia frigida, *Lagotis minor*	Пониженный плоский участок умеренно влажной, разнотравно-осоковой тундры
Claytonia arctica, *Saussurea tilesii*	Щебнисто-глинистая, злаково-разнотравная тундра
Salix glauca	Нижняя часть пологого склона, ивнячково-разнотравная тундра
Carex lugens	Влажная, бугорковатая, осоково-моховая тундра
Artemisia furcata	Сухой, плоский участок разнотравно-мохово-лишайниковой тундры
Rhodiola borealis	Сухой, щебнистый склон на высоком берегу бухты Роджерса, разнотравно-злаковая тундра

Данные табл. 1 указывают, с каких местообитаний брались изученные нами виды растений.

Исследования зависимости фотосинтеза от температуры проводились несколько раз в течение лета. Для каждого вида получены три кривые зависимости фотосинтеза от температуры, относящиеся к разным срокам вегетационного периода.

Методика

Измерения зависимости фотосинтеза от температуры проводились радиометрическим методом (Вознесенский и др., 1965) при насыщающих концентрациях углекислоты 0.3—1.0%. Интенсивность фотосинтеза измерялась в лабораторных условиях в диапазоне температур от —3 до +55°, через интервалы 5 и 10°. Для опытов использовалась установка, состоящая из ультратермостата, соединенного с прозрачной ванной из органического стекла, в которую во время опытов погружалась листовая камера. Листовая камера была изготовлена из меди, в переднюю ее плоскость было вклеено тонкое органическое стекло. Для того чтобы воздух быстрее принимал заданную температуру, до поступления в камеру он прокачивался через медный змеевик, укрепленный на задней стенке листовой камеры. Для контроля за температурой газовой смеси внутри камеры помещался дополнительный термометр. В некоторых опытах температура листа в камере измерялась термопарой. Опыты проведены при освещенности 30 тыс. лк, создаваемой лампой ЗН (500 ватт), на которую через стабилизатор подавалось постоянное напряжение. Температура от +10 до +55° поддерживалась при помощи ультратермостата. Для измерений при температурах 0 и —3° использовалась криогидратная смесь (лед, вода, NH_4NO_3). За 20 минут до начала опытов растения выкапывались с корневой системой. Затем срезанные листья исследуемых растений помещались в камеру и выдерживались 10 минут при заданной температуре, повышенной концентрации нерадиоактивной углекислоты и освещенности 30 тыс. лк. После этого при тех же условиях в течение 10 минут определялась интенсивность фотосинтеза в атмосфере радиоактивной углекислоты. Выдерживание растений при заданных условиях температуры, освещенности и концентрации углекислоты, предшествовавшее измерениям фотосинтеза, имело своей целью привести этот процесс в стационарное состояние после перенесения их из естественных в экспериментальные условия.

Результаты и их обсуждение

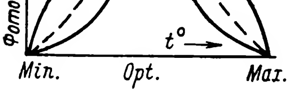


Рис. 3. Схематические кривые зависимости фотосинтеза от температуры (по A. Pisek, 1969). Пояснения в тексте.

Известно, что зависимость фотосинтеза от температуры графически можно представить одновершинной кривой, на которой выделяют три кардинальные точки, вернее области температур: минимальную, максимальную и оптимальную. Даже при совпадении положения кардинальных точек температурные кривые фотосинтеза могут иметь различную форму. В одной из своих многочисленных работ А. Пизек (Pisek и др., 1969) рассматривает формы температурных кривых именно в таком упрощенном случае, когда кардинальные точки совпадают (рис. 3). Он выделяет три типа кривых зависимости фотосинтеза от температуры, различающиеся по ширине зоны оптимума и по конфигурации. У растений с формой температурной кривой типа «а» фотосинтез быстро возрастает с увеличением температуры и мало меняется внутри широкой области оптимума. В этом случае можно наблюдать заметное снижение скорости ассимиляции лишь при достижении весьма высоких температур. Температурные кривые типа «b» и особенно «с» характеризуются наличием узкой зоны температурного оптимума фотосинтеза растений. Растения, обладающие такой зависимостью фотосинтеза

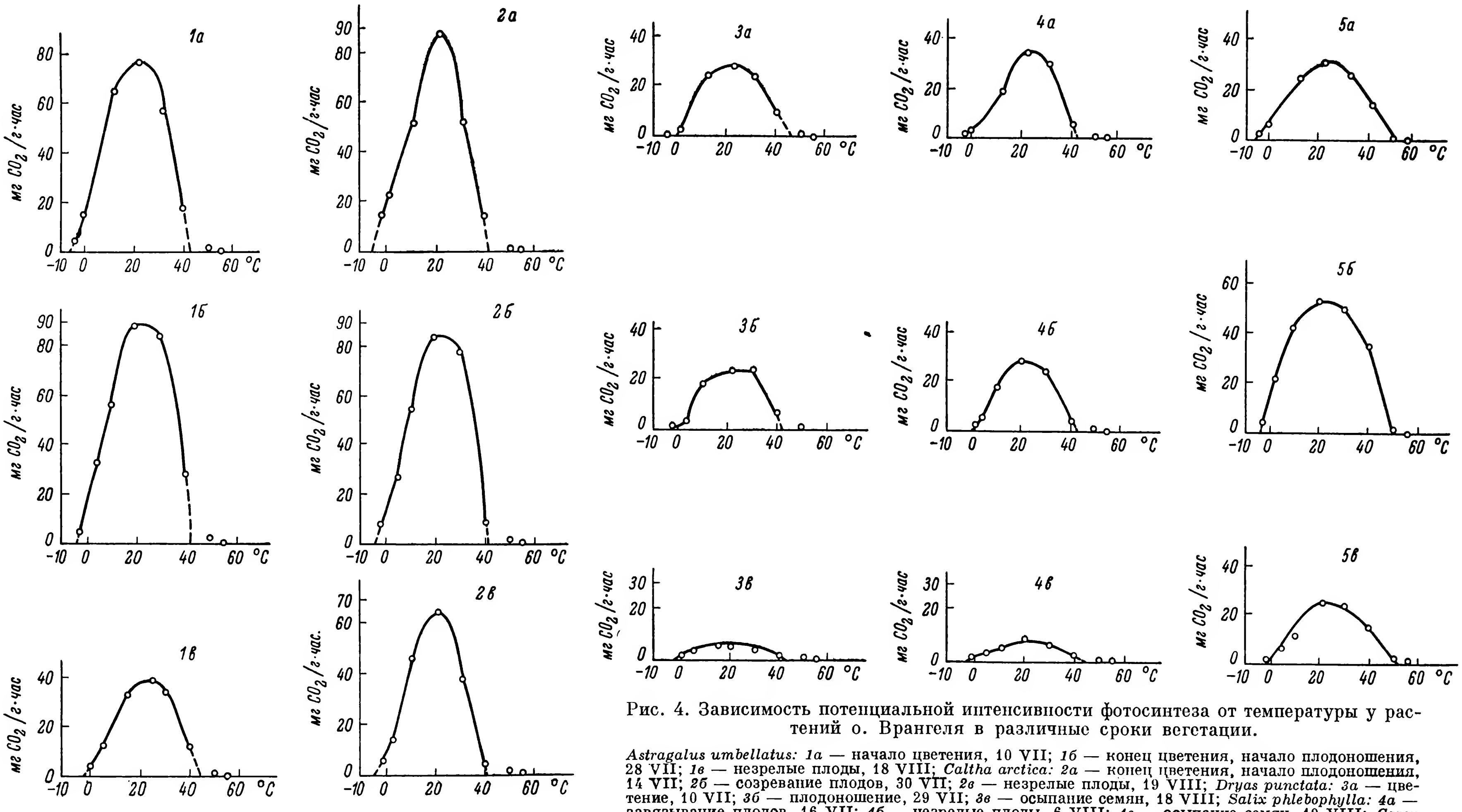


Рис. 4. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза от температуры у растений о. Врангеля в различные сроки вегетации.

Astragalus umbellatus: *1а* — начало цветения, 10 VII; *1б* — конец цветения, начало плодоношения, 28 VII; *1в* — незрелые плоды, 18 VIII; *Caltha arctica*: *2а* — конец цветения, начало плодоношения, 14 VII; *2б* — созревание плодов, 30 VII; *2в* — незрелые плоды, 19 VIII; *Dryas punctata*: *3а* — цветение, 10 VII; *3б* — плодоношение, 29 VII; *3в* — осыпание семян, 18 VIII; *Salix phlebophylla*: *4а* — завязывание плодов, 16 VII; *4б* — незрелые плоды, 6 VIII; *4в* — осыпание семян, 19 VIII; *Carex lugens*: *5а* — начало цветения, 10 VII; *5б* — плодоношение, 27 VII; *5в* — зрелые плоды, 19 VIII.

от температуры, имеют меньшую скорость ассимиляции при температуре выше и ниже оптимальной, чем растения с формой температурной кривой типа «а». Таким образом, по положению кардинальных точек и по форме температурной кривой в известной степени можно судить об адаптированности фотосинтетического аппарата растений к температуре.

На рис. 4 представлены некоторые из полученных нами кривых зависимости потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) от температуры. Если придерживаться классификации Пизека, то кривые для видов *Astragalus umbellatus*, *Caltha arctica* и *Claytonia arctica* можно отнести к типу «b» или «с». Экологически это значит, что данные виды растений могут ассимилировать углекислоту с большой скоростью в узком диапазоне температур. Температурные кривые видов *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, *Carex lugens*, *Artemisia furcata* имеют более растянутую зону температурного оптимума фотосинтеза (приближенно их можно отнести к типу «а»). У растений с таким характером зависимости фотосинтеза от температуры поглощение углекислоты идет с высокой скоростью в более широкой области температур. Следует указать, что кривые с резко очерченным пиком характерны главным образом для видов, имеющих высокие ПИФ. Не исключена возможность, что плосковершинные температурные кривые получены для видов, имеющих высокие величины светового насыщения, для которых освещенность 30 тыс. лк является недостаточной величиной. В литературе есть указания, что форма температурной кривой и положение оптимума зависят от освещенности во время измерения фотосинтеза (Pisek и др., 1969).

Под температурным минимумом фотосинтеза принято понимать температуру, при которой начинается ассимиляция. У растений различных экологических типов этот показатель варьирует достаточно широко. Так, например, у многих тропических растений фотосинтез начинается лишь при температуре выше +6, +8° (Рабинович, 1959); в то же время у вечнозеленых хвойных (*Abies alba*, *Picea excelsa*) на верхней границе леса в Альпах — при —6, —8° (Pisek и др., 1967). В ряде работ показано, что структура лишайников более приспособлена к низким температурам, чем клетки высших растений. Некоторые лишайники способны ассимилировать углекислоту при —10° (Kallio, Heinonen, 1971) и —14° (Atanasiu, 1971) и не теряют способности к фотосинтезу после охлаждения до —30° (Lange, 1962). Нижний предел фотосинтеза обычно связывают с той температурой, при которой наступает замерзание клеточного сока растений и образование льда внутри клеток (Pisek и др., 1967). Изученные нами растения о. Врангеля обнаруживают значительные скорости ассимиляции при температурах 0° и —3°. Найденные значения ПИФ при этих температурах, выраженные в процентах от величин, отмеченных в зоне оптимума, составляют у разных видов от 2 до 17%. Наиболее высокоассимилирующими при низких температурах оказались: *Caltha arctica* (до 14 мг CO_2/г сух. веса·час, при —3°) самая высокая, затем — *Alopecurus alpinus* (до 8 мг CO_2/г сух. веса·час, при —2°); *Rumex arcticus* (до 6 мг CO_2/г сух. веса·час, при —2°) и, наконец, *Claytonia arctica* и *Astragalus umbellatus* (до 4 мг CO_2/г сух. веса·час, при —4°).

Остальные виды в области температур 0° и —3° имеют ПИФ 3—1 мг CO_2/г сух. веса·час. Это свидетельствует о значительной устойчивости фотосинтетического аппарата растений о. Врангеля к отрицательным температурам и еще раз подтверждает многочисленные предположения и отдельные экспериментальные данные о возможности ассимиляции при низких температурах (Tranquillini, Holzer, 1958; Филиппова, 1959; Lange, 1962; Pisek и др., 1967; Швецова, 1970, и др.). Интересно отметить, что при температуре +5° мы наблюдали у многих видов величины фотосинтеза, составляющие около 50% от максимальных ПИФ, найденных в области оптимума (рис. 4). Благодаря устойчивости к низким температурам, растения о. Врангеля, видимо, могут несколько расширить свой вегетационный период за счет использования холодного ранневесеннего периода, когда еще преобладают температуры, близкие к 0°. Кроме того, столь высокая приспособленность ассимиляционного аппарата растений к холоду важна и в утренние часы, так как даже в середине июля на о. Врангеля отмечаются заморозки.

Данные табл. 2 дают представление о положении температурного оптимума ПИФ. Из таблицы видно, что у большинства растений оптимальными оказались температуры около +20°. У *Alopecurus alpinus* зона оптимальных температур несколько смещена влево (+10—+20°). Виды *Saussurea tilesii*, *Dryas punctata*, *Nardosmia frigida* по сравнению с другими имеют положение оптимума при более высоких температурах (+20—+30°). В последнее время появляется все больше данных, которые также говорят о высоком оптимуме фотосинтеза у арктических растений. У многих растений Западного Таймыра оптимум ПИФ лежит в области +20° (Швецова, 1970). Унгерсон в своих опытах в Гэло (59° с. ш.) нашел температурный оптимум у *Alopecurus pratensis* и у *Rumex acetosa* — при +20° (Ungerson, 1961). По неопубликованным данным Тизцена (Tieszen, 1970), оптимальными температурами видимого фотосинтеза многих растений м. Барроу на Аляске (район наиболее сходный по природным условиям с о. Врангеля) оказалась температура +15, +20°. Следует отметить, что данные по температурной зависимости ПИФ переносить на естественные условия можно с некоторой условностью, так как температурная кривая видимого фотосинтеза, снятая при естественных концентрациях углекислоты, будет несколько сдвинута в сторону низких температур. Об этом говорится в одной из работ Пизека (1960), а также наглядно показано в экспериментах, проведенных в Каракумах, когда одновременно были получены температурные кривые потенциального и видимого фотосинтеза (Вознесенский и др., 1970).

Итак, оптимум потенциального и видимого фотосинтеза арктических растений находится в области более высоких температур, чем наблюдаемые в естественных условиях произрастания. Мы уже указывали, что в наиболее теплые дни в полуденные часы листья растений о. Врангеля могут прогреваться даже до +20° и, следовательно, фотосинтез растений в эти часы идет при температуре, близкой к оптимальной. Но все-таки большую часть суток ассимиляция углекислоты у растений о. Врангеля идет при температуре значительно ниже оптимальной.

Многие виды арктических растений обнаружили в эксперименте высокие ПИФ не только в области низких температур, что казалось бы вполне естественным, но и в области супероптимальных температур (+30°). Некоторые виды растений (*Astragalus umbellatus*, *Carex lugens*, *Rhodiola borealis*, *Alopecurus alpinus*) даже при температуре +40° способны ассимилировать углекислоту еще со значительной скоростью; иногда интенсивность фотосинтеза достигает половины величины, отмеченной в зоне оптимума (*Artemisia furcata*). Столь высоких температур (+30—+40°) мы не отмечали в естественных условиях даже на склонах южной экспозиции, которые считаются в Арктике наиболее теплыми местообитаниями. Имеются указания, что интенсивность фотосинтеза в области супероптимальных температур зависит от продолжительности экспозиции, так как при высоких температурах вступает в силу фактор времени, повреждающее действие которого тем сильнее, чем выше температура (Blackman, 1905; Тарчевский, 1971; Хит, 1972). В наших опытах растения выдерживались при каждой заданной температуре в общей сложности 20 минут.

Таким образом, оказалось, что ассимиляционный аппарат растений арктических тундр приспособлен к гораздо большему диапазону температур, чем наблюдаемый в природной обстановке. Отсутствие же детальных определений ПИФ (в интервале +40—+50°) позволяет предположить, что верхний предел фотосинтеза у растений о. Врангеля лежит при +42—45° (рис. 4). При температурах +50 и +55° у всех без исключения опытных видов растений ПИФ не превышала 1 мг CO_2 г/сух. веса·час (в любое время вегетационного периода). Вероятно, эта величина представляет собой скорость темнового поглощения. По неопубликованным данным М. М. Пономаревой, для бореальных видов величина темнового

ТАБЛИЦА 2

Положение температурного оптимума потенциальной интенсивности фотосинтеза растений о. Врангеля

Вид	1-е определение				2-е определение				3-е определение			
	дата	фенофаза	мг CO_2 / г сух. веса · час	оптимальная температура, °С	дата	фенофаза	мг CO_2 / г сух. веса · час	оптимальная температура	дата	фенофаза	мг CO_2 / г сух. веса · час	оптимальная температура
Dryas punctata Juz.	10 VII	Цветение	26	20—30	29 VII	Плодоношение	23	20—30	18 VIII	Семена осыпались	5	20—30
Salix glauca L.	7 VII	Конец цветения, начало плодоношения	33	20	24 VII	Незрелые семена	36	20	13 VIII	Осыпание семян	45	10—20
S. phlebophylla Anderss.	16 VII	Завязывание плодов	35	20	6 VIII	» »	28	20	19 VIII	» »	8	20
Carex lugens Holm	10 VII	Начало цветения	32	20	27 VII	Плодоношение	54	20	19 VIII	Зрелые плоды	24	20
Alopecurus alpinus Sm.	14 VII	Цветение	41	10—20	29 VII	Отцветание	42	10—20	27 VIII	Осыпание семян	44	20
Caltha arctica R. Br.	14 VII	Конец цветения, начало плодоношения	88	20	30 VII	Созревание плодов	82	20	19 VIII	Незрелые плоды	65	20
Rumex arcticus Trautv.	16 VII	Цветение	59	20	6 VIII	Осыпание семян	50	20	20 VIII	Вегетативное состояние	10	20

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид	1-е определение				2-е определение				3-е определение			
	дата	фенофаза	мг CO_2 / г сух. веса · час	оптимальная температура, °С	дата	фенофаза	мг CO_2 / г сух. веса · час	оптимальная температура	дата	фенофаза	мг CO_2 / г сух. веса · час	оптимальная температура
Claytonia arctica Adams	10 VII	Цветение	43	20	29 VII	Осыпание семян	33	20	19 VIII	Вегетативное состояние	16	20
Rhodiola borealis Boriss.	16 VII	Конец цветения, начало плодоношения	56	20	6 VIII	Незрелые семена	38	20	21 VIII	Осыпание семян	—	—
Astragalus umbellatus Bunge	10 VII	Начало цветения	76	20	27 VII	Конец цветения, начало плодоношения	87	20	18 VIII	Незрелые семена	39	20
Lagotis minor (Willd.) Standl.	16 VII	Конец цветения	56	20	6 VIII	Незрелые плоды	42	20	21 VIII	Вегетативное состояние	11	20
Artemisia furcata M. B.	14 VII	Цветение	20	20	30 VII	Конец цветения, начало плодоношения	25	20	19 VIII	Созревание плодов	21	20
Nardosmia frigida (L.) Hook.	7 VII	Вегетативное состояние	33	25	22 VII	Вегетативное состояние	79	25	13 VIII	Вегетативное состояние	—	—
Saussurea tilesii Ledeb.	7 VII	Бутонизация	44	20—30	24 VII	Цветение	50	20—30	18 VIII	Осыпание семян	31	20

Примечание. Третье определение ПИФ в конце вегетационного периода проводилось на красных и желто-красных листьях, кроме видов *Caltha arctica*, *Salix glauca* и *Alopecurus alpinus*.

поглощения может составлять 0.7—1.0 мг CO_2/г сух. веса·час. В. М. Швецова (1970) указывает на необычайно высокие виличины ПИФ у таймырских растений при +50°. Следует иметь в виду, что в ее опытах экспозиция составляла 5—10 минут, отсутствовал адаптационный период ко всему комплексу факторов, при которых измерялся фотосинтез и не контролировалась температура в листовой камере.

Интересным самостоятельным вопросом является изучение динамики зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода. По мнению Швецовой, оптимум фотосинтеза у арктических растений изменяется в разные сроки вегетации растений, но экспериментально это предположение не было подтверждено (Швецова, 1970). Проведенные нами измерения говорят о более или менее стабильном положении оптимума ПИФ на протяжении периода вегетации растений (табл. 2). В литературе имеется достаточно много указаний на то, что температурная зависимость фотосинтеза может варьировать под влиянием внешних факторов. Так, Пизек и Винклер (Pisek, Winkler, 1959) указывают, что увеличение освещенности, а также предварительная световая адаптация сдвигают оптимум фотосинтеза в сторону более высоких температур. Вопрос о подвижности температурного оптимума фотосинтеза подробно обсуждается в целом ряде работ (Семихатова, 1960; Larcher, 1961; Лютова, 1963; Pisek и др., 1969). У пустынных растений четко прослеживается смещение температурного оптимума видимого и потенциального фотосинтеза в сторону более высоких температур с наступлением жаркого периода (Вознесенский и др., 1970). Некоторым исследователям удалось проследить сдвиг температурного оптимума фотосинтеза в зависимости от условий выращивания растений (Mooney a. West, 1964; Mooney a. Shropshire, 1967). В одной из своих работ с альпийской и арктической расами *Oxyria digyna* Муни и Билингс (Mooney, Billings, 1968) указывают как на генотипический эффект (у арктических — оптимум оказался ниже, чем у альпийских растений, выращенных в тех же температурных условиях), так и на воздействие условий выращивания (и у арктических и у альпийских рас, выращенных при температуре +30°, оптимум фотосинтеза лежит при более высокой температуре по сравнению с растениями, выращенными при +5°).

Противопоставлять полученные нами результаты вышеприведенным нет основания, так как в течение периода вегетации растений на о. Врангеля не удается выделить контрастных по температурным условиям отрезков времени. В упомянутых работах либо искусственно, либо в естественных условиях фотосинтетический аппарат растений подвергался однонаправленному действию температуры, что приводило к сдвигу оптимума фотосинтеза. Вполне возможно, что у растений о. Врангеля сохраняется неизменным положение оптимума в течение периода вегетации благодаря отсутствию резких колебаний температуры в это время.

Таким образом, характер зависимости фотосинтеза от температуры весьма постоянен, вместе с тем обращает на себя внимание разница в максимальных величинах ПИФ, отмечаемая в зоне оптимума в разные фенофазы растения (рис. 4, кривые *а*, *б*, *в* для каждого вида). Наибольшие значения ПИФ у многих видов совпадают с фазой цветения или с началом плодоношения (табл. 2).

Для окончательного решения вопроса о связи максимальных величин фотосинтеза с той или иной фенологической фазой требуются более частые измерения интенсивности фотосинтеза в течение лета.

Определение зависимости фотосинтеза от температуры в конце вегетации проводилось на растениях, поврежденных морозом. Листья многих растений приобрели в момент наступления устойчивых похолоданий красную и желтоватую окраску. При определениях фотосинтеза наблюдалось резкое снижение интенсивности этого процесса (рис. 4, кривые *в*), что можно объяснить старением листьев и нарушением пигментной окраски, которое указывает и на повреждение белково-липоидного комплекса. Тем более неожиданным оказалось, что у *Salix glauca*, *Alopecu-*

rus alpinus и *Caltha arctica* величина ПИФ осталась примерно на том же уровне, что и при первых двух определениях (табл. 2). Заморозки в летнее время являются обычным явлением на о. Врангеля, и все растения, за которыми мы наблюдали, переносят их хорошо. При наступлении устойчивых суточных понижений температуры наиболее холодостойкими оказались указанные три вида растений, не снижавшие интенсивности фотосинтеза после воздействия длительного похолодания.

Выводы

1. Потенциальный фотосинтез 14 изученных видов растений о. Врангеля может происходить в широком диапазоне температур от —3 до +45°. Фотосинтез может протекать при температурах, которые никогда не отмечаются в местах обитания растений.

2. В области низких температур (0—3°) все рассмотренные виды обнаруживают значительные величины ПИФ. Минимум фотосинтеза лежит, видимо, в области отрицательных температур, температура —3° не является пределом потенциального фотосинтеза данных видов.

3. В области супероптимальных температур (+30°) при данной продолжительности экспозиции многие виды растений показали высокие ПИФ. При температурах +50° и +55° значения потенциального фотосинтеза не превышали 1 мг CO_2/г сух. веса·час, что, видимо, составляет величину темнового поглощения.

4. Для большинства растений о. Врангеля оптимальной температурой потенциального фотосинтеза является температура +20°. Это значительно выше температуры, преобладающей в естественных условиях произрастания. Причина столь высокого положения оптимума ПИФ, видимо, лежит в наследственно закрепленных (генотипических) признаках изученных видов растений и соответствует широкому ареалу многих из них.

5. Положение температурного оптимума ПИФ на протяжении вегетационного периода сохраняется неизменным. Замечено резкое снижение максимальных величин ПИФ у большинства растений лишь к концу периода вегетации, с наступлением устойчивых похолоданий.

В заключение выражаю благодарность О. В. Заленскому и Б. А. Тихомирову за научное руководство работой; М. М. Пономаревой — за ценные советы и всестороннюю помощь; В. В. Петровскому — за рекомендации по выбору объектов исследования; В. Ф. Шамурину — за консультации по вопросам тундроведения; Л. И. Китсингу — за помощь при проведении полевых работ.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИН АН СССР, сер. 4,10. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 16. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительнотти Арктики. Бот. ж., 56,1. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский и О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Вознесенский В. Л., Р. М. Рейнус и О. В. Заленский. (1970). Влияние температуры на фотосинтез пустынных растений в Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 5. — Глаголева Т. А. и Л. А. Филиппова. (1965). Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. В сб.: Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. — Городков Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 3. — Заленский О. В. (1949). Изменение зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений. Сообщ. Таджикск. филиала АН СССР, 17. — Лютова М. И. (1963). Температурная зависимость фотосинтеза закаленных нагревом листьев традесканции. Бот. ж., 48, 2. — Лютова М. И. и И. М. Кислюк. (1971). Последействие нагревания и охлаждения листьев на фотосинтез и фотохимические реакции. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. — Мамушина Н. С. и О. В. Заленский. (1971). Действие температуры на фотосинтетический метаболизм углерода различных штаммов хлореллы. В сб.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений о. Врангеля. Бот. ж., 58, 1.— Рабинович Е. (1959). Фотосинтез, 3. — Семихатова О. А. (1960). Последействие температуры на фотосинтез. Бот. ж., 45, 10. — Тарчевский И. А. (1964). Влияние температуры на фотосинтетический метаболизм углерода. Физиол. раст., 11, 2. — Тарчевский И. А. (1971). Основы фотосинтеза. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. — Фазылова С. (1961). Зависимость фотосинтеза от температуры у некоторых пустынных растений. Узб. биол. ж., 3. — Филиппова Л. А. (1959). Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 13. — Хит О. (1972). Фотосинтез (физиологический аспект). — Швецова В. М. (1970). Зависимость интенсивности фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от температуры. Бот. ж., 55, 11. — Atanasiu L. (1971). Photosynthesis and respiration in some lichens in relation to winter low temperature. Rew. Roum. de Biologie, ser. bot., 16, 2. — Blackman F. F. (1905). Optima and limiting factors. Ann. Bot., 19. — Kallio P., S. Heinonen. (1971). Influence of short-term low temperature on net photosynthesis in some subarctic lichens. Rev. Kevo Subarctic Res. Station, 8. — Lange O. L. (1962). Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. Ber. Deutschen Bot. Ges., 75. —Larcher W. (1961). Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europea* L., *Quercus ilex* L., *Quercus pubescens* Willd. aus dem nordlichen Gardaseegebiet. Planta, 56, 5. — Mooney H. A. a. W. D. Billings. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. Ecol. Monogr., 31, 1. — Mooney H. A. a. W. D. Billings. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev., 43, 4. — Mooney H. A. a. F. Shropshire. (1967). Population variability in temperature related photosynthetic acclimation. Oecol. plant., 2, 1. — Mooney H. A. a. Marda West. (1964). Photosynthetic acclimation of plants of diverse origin. Am. J. of Bot., 51, 8. — Mooney H. A., R. D. Wright a. B. R. Strain. (1964). The gas exchange capacity of plants in relation to vegetation zonation in the White Mountains of California. Am. Midl. Nat., 72, 2. — Pisek A. (1960). The nature of the temperature optimum and minimum of photosynthesis. Bull. of res. council of Israel, 51, 8. — Pisek A., W. Larcher, W. Moser, R. Unterholzer. (1967). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenzentemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadenbereiche der Blätter. Flora, B, 157. — Pisek A., W. Larcher, Ida Pack u. Rosemaria Unterholzer. (1968). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenzentemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. II. Temperaturmaximum der Netto-Photosynthese und Hitzeresistenz der Blätter. Flora, B, 158. — Pisek A., W. Larcher, W. Moser u. Ida Pack. (1969). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenzentemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereiche der Netto-Photosynthese. Flora, B, 158. — Pisek A. u. E. Winkler. (1959). Licht- und Temperaturabhängigkeit der Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.). Planta, 53. — Tieszen L. (1970). A report on the photosyntheses and primary production projects at the Barrow nitensive site. Augustiana College, South Dakota. — Tranquillini W. (1964). The physiology of plants at high altitudes. Ann. rev. plant physiol., 15. — Tranquillini W., K. Holzer. (1958). Über das Gefrieren und Auftauen von Coniferennadeln. Bericht. Deutsch. Bot. Ges., 51, 3. — Ungerson J. (1961). Untersuchungen über den Tagesverlauf der apparenten CO_2 Assimilation unter natürlichen Bedingungen. Ann. Univ. Turku, II, Biol.-Geogr., 28.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19.VII 1972).

SUMMARY

The thermal factor in Arctics is the factor in minimum, therefore investigation of temperature effect on the photosynthesis of arctic plants is of great interest. The dependence of photosynthesis on temperature during different terms of vegetative period has been studied by the radiometrical method in 14 species of higher plants from the Wrangel island. It is stated that photosynthesis can take place in a wide range of temperatures, from —3° to +45°; the optimal temperature zone being about +20°, which is much higher than the prevailing temperature in natural habitat conditions. It is shown that the temperature optimum of photosynthesis remains the same all through the period of vegetation. The data presented in the article evidence the wide range of adaptation of the plants' assimilation apparatus to different temperatures.

УДК 582 : 001.4 : 582.675.1 (479)

В. И. Трифонова

БИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *CONSOLIDA* S. F. GRAY. I

С 2 картами и 3 рисунками

V. I. TRIFONOVA. A BIOSYSTEMATIC STUDY OF CAUCASIAN SPECIES OF *CONSOLIDA* S. F. GRAY

В статье приводятся данные биосистематического исследования кавказских представителей рода *Consolida* из секций *Consolida* и *Macrocarpa*. Вслед за большинством современных ботаников мы рассматриваем *C. paniculata* как подвид *C. regalis*, однако отличия между подвидами выражены менее ясно, чем это принято думать. Статистическая обработка количественных признаков показала наличие нечетких различий по признакам внешней морфологии, а сравнение морфологии хромосом и строения семенной кожуры — их почти полное сходство. Для *C. paniculata* subsp. *regalis* впервые подсчитано число хромосом и изучена их морфология. *C. divaricata*, рассматриваемая в последнее время в ранге подвида или даже разновидности *C. regalis*, трактуется нами как самостоятельный вид, достаточно хорошо отличающийся как по морфологическим и кариологическим признакам, так и по строению семенной кожуры от обоих подвидов *C. regalis*. Для этого вида также впервые подсчитано число хромосом и изучена их морфология.

В составе рода *Consolida* насчитывается около 40 видов (Munz, 1967 а, б), широко распространенных в умеренных областях Старого Света, из них на Кавказе встречается 8 видов. Н. А. Буш (1902) кроме этих 8 видов условно приводит еще один под названием *Delphinium cappadocicum* Boiss. (*Consolida oliveriana* (DC.) Schröding.), чей ареал («Турецкая Армения и Персия») дает возможность предполагать его нахождение на Кавказе. Тем не менее за прошедшие 70 лет этот вид не был обнаружен.

В нашу задачу входило биосистематическое изучение кавказских видов рода *Consolida*. Применение некоторых современных методов исследования наряду с классическими в данном случае особенно важно, так как в качестве отличительных признаков для ряда видов (например, в секции *Consolida*) использовались главным образом количественные признаки, приводимые обычно без достаточной статистической обработки. В этом случае, нам казалось, строение семенной кожуры и кариологическая характеристика могли бы иметь существенное значение. Следует отметить, что строение семенной кожуры вообще не исследовалось у данного рода, а данные по кариологии очень скудны. Только для 5 видов из 40 известны хромосомные числа и лишь у двух из них изучена морфология хромосом. Различие этих двух более подробно исследованных видов из разных секций дает возможность предполагать важность этого признака по крайней мере для разделения групп видов.

Первые работы, посвященные цитологическому изучению рода консолида, ограничивались в основном подсчетом числа хромосом. Большинство из них не сопровождалось ни рисунками, ни данными о месте сбора материала, а в некоторых даже указывалась возможная неточность определения исследованного материала (Langlet, 1927). В результате этих недостатков целая серия подобных работ, выполненная в основном в первую треть XX в. (Bönicke, 1911; Hocquette, 1922; Langlet, 1927; Tjebbes, 1927; Grunwald, — цит. по: Beckman, 1928; Tischler, 1934), не может быть использована при таксономической обработке.

Первой работой, в которой приводится детальное описание кариотипов двух видов рода *Consolida*, была статья Г. А. Левитского (1931), посвященная исследованию морфологии хромосом и значению кариологических признаков для систематики на примере сем. *Helleboreae*. В ней автор приводит кариограммы (идиограммы) двух видов, *C. ambigua* и *C. orientalis*,[1] для построения которых были использованы измерения плеч каждой хромосомы набора в мк и выведенные из них средние размеры для каждой пары хромосом. Кроме того, подсчитывалась разница между плечами первой и средней пары, вычислялся индекс редукции (отношение «суммы недостач всех плеч набора до наибольшего плеча к сумме тех же плеч исходного набора»). Для обоих исследованных видов приводится одно и то же хромосомное число — 16. Кариотип каждого вида представлен двумя парами больших более менее равноплечих и шестью парами маленьких головчатых хромосом с разной степенью асимметрии. Четвертая пара у *C. regalis* имеет маленький спутник. Позднее Грегори (Gregory, 1941) подтверждает уже известное число хромосом ($2n=16$) для трех видов рода *Consolida* и отмечает недостаточную кариологическую изученность данного рода. В 1955 г. Курита (Kurita) использует кариологические данные для решения задач систематики. Им исследовано несколько видов из трех близких родов: *Lycoctonum*, *Aconitum* и *Consolida*. Анализируя полученные данные, этот автор приходит к выводу, что изученные виды рода *Lycoctonum*, лишь недавно выделенного из рода *Aconitum*, кариологически более близки к этому роду, чем к роду *Consolida*. При этом он отмечает сходство кариотипов всех трех родов, на что указывал еще Левитский (1931). Из рода *Consolida* исследовалась *C. ambigua* (под названием *Delphinium ajacis*). Для нее Курита приводит следующую формулу строения кариотипа: $K\ (2n)=16=2^{t}A^{m}+2B^{m}+10C^{st}+2D^{st}$ (где m — метацентрические хромосомы, st — субтелоцентрические, t — спутник) и дает кариограмму, отличающуюся от кариограммы Левитского (1931) наличием спутника у первой, самой большой пары хромосом набора. В одной из следующих своих статей этот же автор (Kurita, 1965) сообщает об исследовании кариотипа *C. regalis*. Он в основном подтверждает данные Левитского и указывает на наличие спутника у первой самой большой пары хромосом набора.

В 1968 г. появляется сообщение о хромосомном числе ($2n=16$) для *C. barbata* из Средней Азии (Захарьева и Астанова, 1968), а на следующий год — для *C. stocksiana* из Афганистана (Podlech a. Dieterle, 1969). В обеих работах материал точно документирован. Вышеназванными работами ограничивается исследование числа и морфологии хромосом консолид. Один из видов этого рода — *C. ambigua* — в последние годы был использован для цитогенетических исследований — образования, распределения и частоты хиазм (Jain a. Bose, 1960; Jain a. Matherchandani, 1961; Jain и др., 1963; Basak, 1964; Jain a. Basak, 1965, и др.). Этот вид оказался наиболее удобным объектом для такого рода исследований, так как он легко культивируется и обладает достаточно крупными и сравнительно легко идентифицируемыми хромосомами.

Целью нашей работы, как уже говорилось выше, является исследование кариологических и анатомических особенностей кавказских видов *Consolida* для уточнения их систематического положения и видовых границ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основной материал для исследования кавказских представителей рода *Consolida* был собран нами во время летних поездок 1969—1971 гг.

---

[1] В работе Левитского они приводятся под названием *Delphinium ajacis* L. и *D. consolida* L.

в Крыму (окр. Судака), в Армении (сел. Аван, окр. Эчмиадзина и сел. Горован), в Грузии (окр. Боржоми) и на Сев. Кавказе (Геленджик, Новороссийск, Дивноморск). Для цитологических исследований использовались также семена, собранные П. П. Гамбаряном, которому я выражаю свою искреннюю благодарность.

Все виды, за исключением *C. ambigua*, были собраны из нескольких пунктов их ареалов. Это дало возможность сравнить популяции каждого вида из разных точек ареала между собой. Кроме того, наличие массовых сборов позволило нам применить статистическую обработку при оценке количественных признаков.

Для анатомического анализа семенной кожуры брались семена с образцов из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа). Применяемая методика подробно описана нами в предыдущей работе (Трифонова, 1971).

Для цитологических исследований семена проращивались в чашках Петри, а затем растения высаживались в ящики или на грядки. Все экземпляры, исследованные цитологически, были гербаризованы и хранятся в гербарии БИНа.

Семена большинства видов рода *Consolida* прорастают плохо, что обусловлено наличием недоразвитого зародыша, для развития которого требуется определенное время и определенные условия. Чтобы выявить оптимальные условия прорастания для каждого из исследованных видов, нами был поставлен ряд опытов, в которых использовалось разное сочетание температур (от 0° до 25°).

Для приготовления давленых препаратов брались кончики корней растений, выращенных из семян. Наиболее удобное время для фиксации — период от появления второго листа до начала бутонизации растения; так как у проростков корни очень тонкие, прозрачные, их легко потерять во время предобработки и фиксации, а с момента бутонизации и дальнейшего развития растения деления в меристеме кончиков корней почти прекращаются. Для предобработки использовались растворы парадихлорбензола в течение 2—6 часов, монобромнафталина — 2—6 часов, гидрооксихинолина — 2—4 часов и 0.12% раствор колхицина; лучшие результаты были получены при применении 0.12% колхицина. Данная концентрация вызывает оптимальное сокращение и выпрямление хромосом. Время предобработки определялось для каждого вида отдельно. После предобработки 0.12% раствором колхицина с последующей фиксацией в фиксаторе Баталья (Battaglia, 1957) корни окрашивались по Фельгену и раздавливались в 45% уксусной кислоте. Полученные препараты проводились через 96° и бутиловый спирты, а затем через ксилол и заключались в канадский бальзам. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Измерения проводились на 8—10 пластинках. Были вычислены средние размеры каждой пары хромосом в микронах: длина каждого плеча и сумма плеч, и на основании этих данных построены кариограммы.

Все исследованные нами виды рода *Consolida* имеют одно соматическое число (2n=16) и сходные наборы хромосом, характеризующиеся двумя парами обычно хорошо различимых метацентрических или субметацентрических хромосом и шестью парами более мелких хромосом акроцентрических или субметацентрических. Хромосомы III—VII пар часто близки по размерам и трудно различимы между собой. В этих случаях наличие спутников помогало идентифицировать отдельные хромосомы. Самая маленькая пара обычно легко идентифицируется. При описании кариотипов и их характеристике по степени асимметрии мы пользовались следующим подразделением на классы в зависимости от величины индекса (отношение большего плеча к меньшему): 1.0—1.05 — метацентрические, 1.06—2.85 — субметацентрические, 2.86 и более — акроцентрические хромосомы.

Всего нами было исследовано 4 вида *Consolida* из двух секций, один из них с двумя подвидами. Все виды, несмотря на одно и то же соматическое число (2n=16), достаточно хорошо различаются по морфологии хромосом, в том числе по присутствию спутников у разных пар хромосом.

ПОЛУЧЕННЫЕ ДАННЫЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

Genus *Consolida* (DC.) S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2 : 711. — *Delphinium* L. sect. *Consolida* DC., 1817, Reg. Veg. Syst. Nat. 1 : 341; idem, 1824, Prodr. 1 : 51.

Тип: *C. regalis* S. F. Gray (*Delphinium consolida* L.).

Subgen. *Consolida*.

Тип: *C. regalis* S. F. Gray.

Sect. *Consolida*. — *Delphinium* L. sect. *Consolida* DC. trib. *Propria* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 22 : 338, 383, non valide publ. — *Delphinium* L. subgen. *Consolida* (DC.) Peterm. sect. *Propria* Huth ex N. Busch, 1902, Fl. Cauc.-Crit. 3, 3 : 43.

Тип: *C. regalis* S. F. Gray.

К этой секции относятся растения с прямым шпорцем, более длинным (10—25 мм), чем чашелистики, с цветоножками значительно длиннее цветка и слегка сжатой с боков листовкой длиной 6.5—15 мм. На Кавказе эта секция представлена двумя видами, *C. regalis* (L.) S. F. Gray и *C. divaricata* (Ledeb.) Schröding.

C. regalis (L.) S. F. Gray

Была описана Линнеем (Linnaeus, 1753) из Европы. Этот вид, являющийся типом рода, имеет обширный ареал. Он встречается по всей Европе, кроме Крайнего Севера, в Малой Азии, на Кавказе и в Западной Сибири.

Материал для цитологических исследований был собран нами в окр. Новороссийска. Число хромосом (2n=16) у *C. regalis* было впервые определено в 1922 г. Хокетом (Hocqette, 1922), а затем подтверждено рядом авторов (Tjebbes, 1927; Langlet, 1927; Tischler, 1934; Gregory, 1941). Морфология хромосом была изучена Левитским (1931) и Курита (Kurita, 1965).

Описание кариотипа: 2n=16, рис. 1, *A*, *A'*. Кариотип характеризуется двумя парами больших субметацентрических хромосом с отношением плеч 1.3—1.1, пятью парами небольших акроцентрических хромосом и одной парой маленьких субметацентрических хромосом с отношением плеч 2.8. Первая и третья пары имеют маленький спутник. Шестая и седьмая пары — одинаковые по размеру и степени асимметрии (отношение плеч 3.2), одна из них имеет маленький спутник. Полученные нами данные в основном совпадают с данными Левитского и Куриты; кроме того, в нашем материале обнаружен спутник еще и у третьей пары хромосом.

Характеристика семян и строение семенной кожуры. Семена рыжеватые до темно-коричневых, близки по окраске к семенам *C. ambigua*, по размеру крупнее, чем у *C. orientalis*, но меньше, чем у *C. ambigua*, (1.7) 2.0 (2.3) мм дл. и (1.2) 1.5 (1.6) мм шир., клиновидные, 3—4-гранные, спинная грань часто сильно выпуклая, внутренние почти плоские. Поверхность семени покрыта поперечными рядами эпидермальных выростов в виде «чешуек», часто сросшихся по 2 и более в пластинки, чешуйки одинаковы по длине, и на ребрах и на гранях (0.07) 0.2 (0.27) мм дл. По форме эпидермальных выростов семена относятся к группе, названной Гутом (Huth, 1895) «Lamellata-squamata».

Семенная кожура (рис. 2, *A*) гораздо толще, чем у *C. ambigua*, почти такая же, как у *C. orientalis* (30) 38—50 (77) мк. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента довольно крупные и покрыты очень тонким слоем кутикулы. Наружная эпидерма внутреннего интегумента представлена сильно сдавленными клетками с дубильными веществами. Внутренняя эпидерма с несколько более крупными, чем у *C. ambigua* и *C. orientalis*, клетками с утолщенными боковыми и внутренними стенками.

Изученный образец: Сев. Кавказ, окр. Новороссийска, ю.-з. склон Маркотского хребта. 20 VI 1970, В. Трифонова, № 176. Карта 1, *1*.

К *C. regalis* очень близка описанная в 1831 г. из Далмации *C. paniculata* (Host, 1831), распространенная в Юго-Восточной Европе, Малой Азии и на Кавказе (карта 1, *2*). Систематическое положение последней трактуется разными авторами по-разному. Так, Буасье (Boissier, 1867) сначала рассматривал ее как разновидность *C. regalis*, но позже (Boissier, 1888) признал ее видовую самостоятельность, приводя в качестве отличительных признаков следующие: цветки меньших размеров, всегда ветвистый стебель и листовку гораздо более изогнутую — «semilunaris». Наличие последнего признака опровергается Н. А. Бушем (1902), понизившим этот вид до ранга подвида. Действительно, форма листовок у *C. regalis* и *C. paniculata* — одинаковая. Оба вида характеризуются

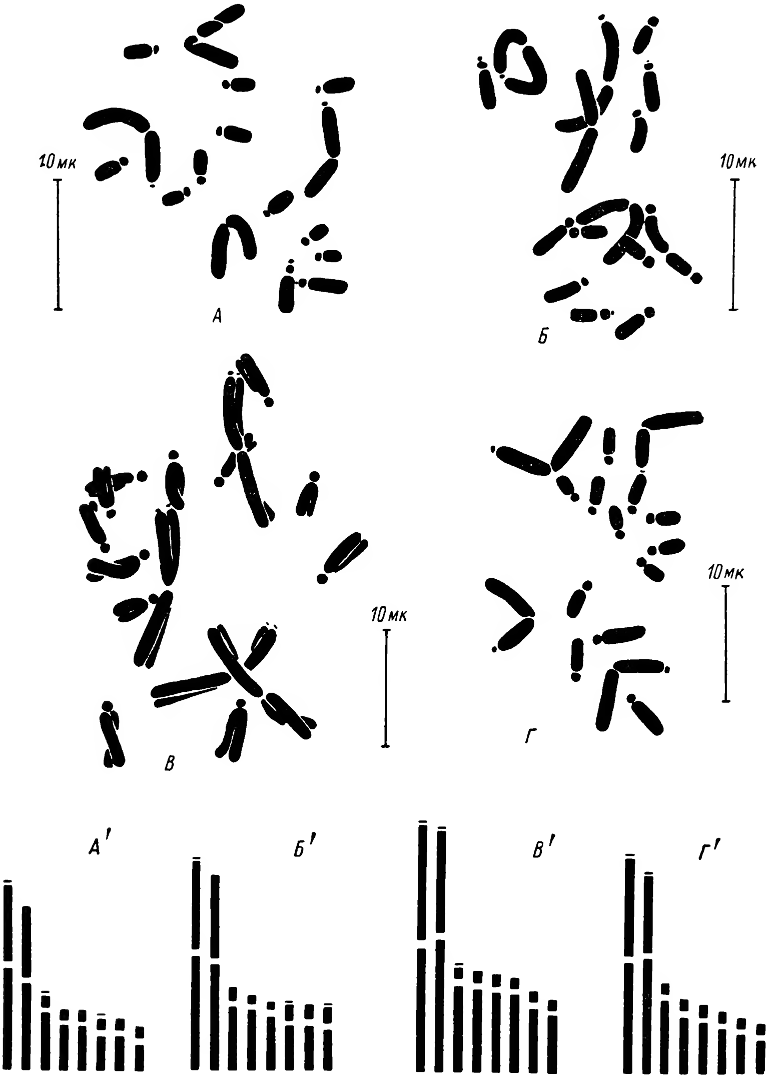


Рис. 1. Хромосомы и диаграммы хромосомных наборов четырех кавказских видов *Consolida*.

Секция *Consolida*: *А* — *C. regalis*, *Б* — *C. divaricata*; секция *Macrocarpa*: *В* — *C. ambigua*, *Г* — *C. orientalis*; *А'*—*Г'* — диаграммы хромосомных наборов (соответственно *А*—*Г*).

прямыми или слегка согнутыми листовками, различающимися только по размеру. А. А. Гроссгейм (1930, 1950) и С. А. Невский (1937) считали *C. paniculata* самостоятельным видом. Большинство современных ботаников признают его в ранге подвида (Chater, 1964; Hossain a. Davis in Chowdhuri и др., 1958; Davis, 1965; Davis и др., 1965а; Munz, 1967б). В качестве отличительных признаков эти авторы проводят окраску и размеры чашелистиков, характер ветвления стебля и относительные размеры листовок. Вслед за Гутом (1895) они сближают *C. paniculata* и *C. divaricata*, приписывая им одинаковую окраску чашелистиков (dark violet-bleu), отличную от окраски чашелистиков *C. regalis* (light violet-bleu). В действительности же *C. regalis* и *C. paniculata* имеют синие цветки, но у последнего несколько более выражен фиолетовый оттенок чашелистиков, нежели у *C. regalis*, а у *C. divaricata* — цветки ярко-фиолетовые. Таким образом, *C. paniculata* как бы промежуточен по окраске цветка между *C. regalis* и *C. divaricata*, но несомненно более близок к *C. regalis*.

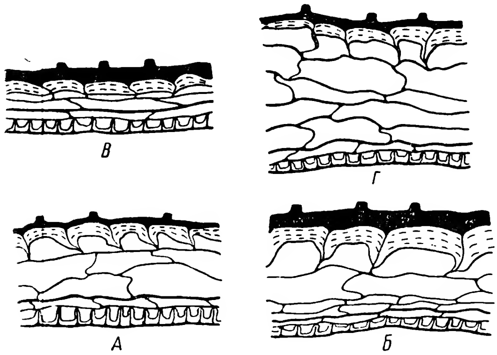
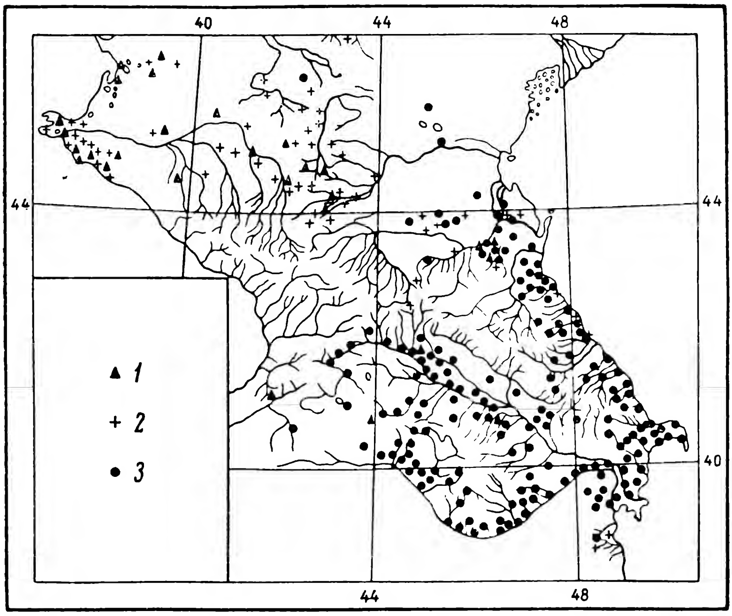


Рис. 2. Строение семенной кожуры четырех кавказских видов *Consolida*.

А — *C. regalis*, Б — *C. divaricata*, В — *C. ambigua*, Г — *C. orientalis*.



Карта 1. Ареалы видов *Consolida* секции *Consolida* (по А. А. Гроссгейму, 1950, с дополнениями).

1 — *C. regalis* ssp. *regalis*, 2 — *C. regalis* ssp. *paniculata*, 3 — *C. divaricata*.

Проведенная нами статистическая обработка некоторых количественных признаков *C. regalis* и *C. paniculata* показала, что границы этих признаков неясно выражены и признаки заходят друг за друга (табл. 1); то же касается и относительных размеров листовок, вышеназванные авторы приписывают *C. regalis* листовки, длина которых в 2 раза превышает ширину, а *C. paniculata* — в 3 раза. У Гута (1895) и Невского (1937) мы находим диаметрально противоположные данные: у *C. regalis* длина листовки в 3 раза больше ширины, а у *C. paniculata* — в 2 раза. Наши же измерения показали, что у *C. regalis* длина листовки в (2.6) 3.0 (3.6) раза превышает ширину, а у *C. paniculata* — в (2.2) 3.0 (3.6) раза. Таким образом, мы видим, что и этот признак не четко выражен. На основании приведенных выше данных внешней морфологии, а также результатов цитологического исследования и изучения анатомии семенной кожуры, показавших сходство обоих видов, мы рассматриваем *C. paniculata* как подвид *C. regalis*, распространенный южнее и более широко представленный на Кавказе.

C. regalis subsp. *paniculata* (Host) Soó

Материал для цитологических исследований был собран нами на северном Кавказе (окр. Геленджика и Дивноморска).

Кариотип изучался впервые. По числу и морфологии хромосом этот подвид тождественен *C. regalis* subsp. *regalis*.

Характеристика семени и строение семенной кожуры. Окраска семян от рыжеватой до темно-коричневой, почти черной. Эпидермальные выросты встречаются в виде отдельных «чешуек»; вероятно, их имел в виду Хост (Host, 1831), приписывая этому виду семена с «колючками», эти семена можно отнести к группе, названной Гутом (1895) «Distincta squamata». В других случаях мы имеем дело с выростами в виде чешуек, сросшихся по две и более в «пластинки», эта часть семян относится к группе «Lamellata-squamata», к которой относятся и семена типичной *C. regalis*. По размерам семена подвида меньше, чем семена *C. regalis* subsp. *regalis* (1.6) 1.9 (2.1) мм дл. и (0.8) 1.2 (1.5 мм) шир., однако встречаются и более крупные, до 3 мм дл. и 1.8 мм шириной. По строению семенной кожуры подвид не отличается от *C. regalis* subsp. *regalis*.

Изученный образец: Северный Кавказ, Дивноморск, обрывистый берег моря у санатория «Голубая даль», 23 VII 1970, В. Трифонова, № 188.

Consolida divaricata (Ledeb.) Schröding.

В 1831 г. Ледебур описал по гербарию Эйхвальда, собранному с островов в дельте Волги, новый вид дельфиниума, подчеркнув видовым названием внешний вид растения. Этот вид распространен на Балканах, в Крыму, в Малой Азии и вокруг Каспийского моря. Встречается также на юге Казахстана, где является, вероятно, заносным.

Цитологически исследовались растения, собранные в Армении (окр. селений Аван и Гoрован) и выращенные из семян, полученных из Ереванского ботанического сада.

Описание кариотипа. Кариотип изучался впервые ($2n = 16$), рис. 1, *Б*, *Б'*. По морфологии хромосом этот вид близок к *C. regalis*. Так же, как и последний, он имеет 2 пары больших субметацентрических хромосом с отношением плеч 1.3 и 1.2, 5 пар небольших акроцентрических хромосом с отношением плеч 5.0, 8.5, 9.0, 3.0, 3.0 и 1 пару субметацентрическую с отношением плеч 2.75. I, VI, VIII хромосомы имеют спутники.

Различие между этими двумя видами заключается в размерах хромосом, у *C. divaricata* сумма всех хромосом диплоидного набора — 38.8 мк, а у *C. regalis* 31.5 мк, в разной степени асимметрии трех пар акроцентриков и распределении спутников (у *C. regalis* — I, III и VI имеют спутники, а у *C. divaricata* — I, VI и VIII).

Характеристика семян и строение семенной кожуры. Семена по форме похожи на семена *C. regalis*, (1.7) 1.8 (1.9) мм дл. и (1.0) 1.3 (1.8) мм шир., темно-серые, почти черные. Семенная кожура (рис. 2, *Б*) несколько более толстая, чем у *C. ambigua* (26) 45 (56) мк толщиной и представлена большим числом слоев наружного интегумента (4—5). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента гораздо более крупные, чем у остальных видов и покрыты довольно толстым слоем кутикулы. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента состоит из мелких клеток с утолщенными боковыми и внутренними стенками.

Изученный образец: Армения, Араратский район, окр. сел. Горован. 6 VI 1970, В. Трифонова, № 183.

Систематическое положение *C. divaricata* до сих пор вызывает споры. Буш (1902), Гроссгейм (1930), Невский (1937) признавали его видовую самостоятельность, однако большинство современных исследователей придерживается другой точки зрения. Так, Хосейн и Дэвис (Chowdhuri и др., 1958), а также Мюнц (Munz, 1967б) рассматривают его в качестве подвида, первые — *Delphinium consolida*, а последний уже в качестве подвида *Consolida regalis*, на основании различного опушения листовки и географического распространения. Причем Хосейн и Дэвис считают опушение листовки признаком у *Ranunculaceae* (в данном случае *Delphinium* и *Consolida*), сильно варьирующим.

В дальнейшем Дэвис (Davis, 1965; Davis и др., 1965) рассматривает этот вид в качестве разновидности *C. regalis* subsp. *paniculata*; Чейтер (Chater, 1964) также считает, что «растения с опушенными листовками, известные как *C. divaricata* (Ledeb.) Schröding., вероятно, не заслуживают даже подвидового ранга».

Все эти авторы сближают *C. divaricata* и *C. regalis* subsp. *paniculata* на основании следующих признаков: одинаковой окраски цветков и относительных размеров листовок, а также сходного характера ветвления стебля. Как уже упомянуто выше, *C. divaricata* отличается от обоих подвидов *C. regalis* фиолетовой окраской цветков. Относительные размеры листовок $\left(\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}\right)$ у обоих видов действительно почти одинаковы, и *C. divaricata* по внешнему виду похожа на *C. regalis* subsp. *paniculata* в основном благодаря почти одинаковым размерам цветка и раскидистому стеблю. Тем не менее он хорошо отличается от обоих подвидов *C. regalis* наличием опушенной листовки, фиолетовой окраской цветков, относительными размерами шпорца (табл. 1), строением семенной кожуры и морфологией хромосом. Перечисленные признаки кажутся нам достаточно вескими, чтобы рассматривать *C. divaricata* как самостоятельный вид.

Sect. *Macrocarpa* (Huth ex N. Busch) Kem.-Nat., 1966. Раналиевые на Кавказе и их таксономия: 130. — *Delphinium* L. sect. *Consolida* DC. trib. *Macrocarpa* Huth, 1895, Bot. Jahrb. 22 : 338, 374, non valide publ. —

ТАБЛИЦА 1

Размах изменчивости основных количественных признаков *C. regalis* и *C. divaricata* (размеры в мм)

Признак	*C. regalis*		*C. divaricata*
	subsp. *regalis*	subsp. *paniculata*	
Высота растения (в см)	20—50 (70)	(30) 50—100	30—60 (75)
Длина шпорца	14—18 (22.5)	14—16 (19.5)	15.5—22.5 (28)
Размеры чашелистика (длина — ширина)	(10)12—15 (16). 5—7.5	7—10 (11.5); 2.5—5 (6)	8—12 (14.5); 3—5 (6)
Отношение длины шпорца к длине чашелистика	1.2—1.5 (1.6)	1.2—1.6 (1.9)	1.6—2.0 (2.3)
Размеры листовки (длина — ширина)	(9)11—14; 3.5—4.0	(7) 8—9 (10); 2.5—3.5 (4.0)	(7) 9—12.5; (2.3) 2.8—3.8
Длина пластинки нектарника	8—14	8.5—12	8.6—12 (15)
Длина средней лопасти пластинки нектарника	2.5—3.5	3.0—3.5	4—5 (6)

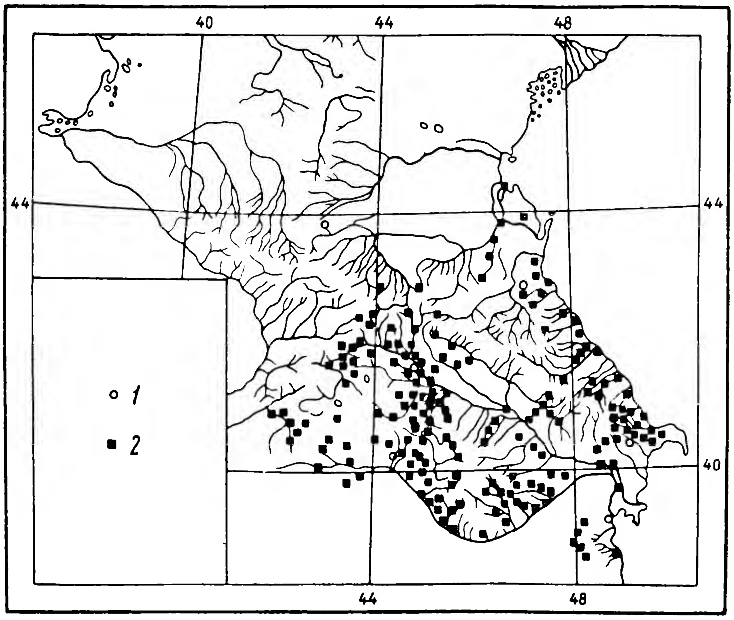
Delphinium L. subgen. *Consolida* (DC.) Peterm. sect. *Macrocarpa* Huth ex N. Busch, 1902, Fl. Cauc.-crit. 3, 3 : 41.

Тип: *C. ambigua* (L.) Ball et Heywood (*Delphinium aiacis* L.).

К этой секции относятся растения с прямым шпорцем и с утолщенной внизу, а к верхушке немного суженной, опушенной листовкой длиной 12—27 мм или более. На Кавказе эта секция представлена двумя видами: *C. ambigua* (L.) Ball et Heywood и *C. orientalis* (Gay) Schröding.

Consolida ambigua (L.) Ball et Heywood

C. ambigua описана Линнеем из Мавритании под названием *Delphinium ambigua* L. (1762); распространена в Средиземноморье, но также встречается во многих других областях как садовое и одичавшее растение, на территории Советского Союза встречается редко. Во «Флоре СССР» (Невский, 1937) имеются указания на нахождение этого вида в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии (Каракумы). Буш (1902) приводит для Кавказа 3 местообитания (в окр. Кисловодска, Буйнакска и Кизыл-Агача), Гроссгейм (1950) отмечает еще одно местообитание (Тбилиси). Среди просмотренного нами гербария были обнаружены еще 2 листа, собранные в Ленкорани в 1880 г. и в окр. Еревана вместе с *C. orientalis* в 1940 г. Буш (1902) высказывает предположение о занесении этого вида на Кавказ вместе с семенами хлебных растений. Возможно, что как на Кавказе, так и в Крыму этот вид встречается как одичавший, распространившийся из садов. (Карта 2).



Карта 2. Ареалы видов *Consolida* секции *Macrocarpa* (по А. А. Гроссгейму, 1950, с дополнениями).

1 — *C. ambigua*, *2* — *C. orientalis*.

Во время поездок по Крыму и Кавказу *C. ambigua* была найдена нами только в одном месте в Крыму, на окраине Судака, среди сорной растительности. Собранные здесь растения послужили материалом для нашего цитологического исследования. Число хромосом ($2n=24$) было впервые определно в 1911 г. (Bönicle). Позднейшие авторы (Langlet, 1927; Tjebbes, 1927; Левитский, 1931; Gregory, 1941; Kurita, 1955) приводят другое число, $2n=16$; это же число хромосом обнаружено и в нашем материале.

Описание кариотипа. Кариотип (2n=16), рис. 1, *B*, *B'* характеризуется двумя парами больших субметацентрических хромосом, близких по размеру (12.4 и 12.0 мк), но с разной степенью асимметрии (1.06 и 1.3), обе они имеют маленький спутник. Остальные 6 пар — небольшие по размерам (от 4.9 до 3.3 мк) акроцентрики (отношение плеч от 8.8 до 5.6). Третья пара близка по размерам к четвертой паре (4.9 и 4.7 мк), но несколько более асимметрична (отношение плеч 8.8 и 8.4) и имеет маленький спутник. В тех случаях, когда спутник притянут к самой хромосоме и плохо виден, эти 2 пары трудно отличить друг от друга. Пятая и шестая пары близки как по размерам (4.5 и 4.4 мк), так и по степени асимметрии (отношение плеч 8.0 и 7.9). Интересно отметить, что маленькое плечо у всех шести пар акроцентриков одинаковое и равно 0.5 мк.

Полученные нами данные в основном совпадают с данными Левитского (1931). Небольшие расхождения в размерах могут быть объяснены применением различных предобработок и фиксаторов. В отличие от данных Левитского (1931) и Курита (1955), в нашем материале были обнаружены спутники у второй и четвертой пар хромосом.

Характеристика семени и строения семенной кожуры. Семена темно-коричневые или темно-серые, почти черные, довольно крупные (2.0) 2.1 — 2.3 (2.5) мм дл. и (1.4) 1.6 — 1.8 (2.0) мм шир., 3—4-гранные, клиновидные. По форме эпидермальных выростов, расположенных поперечными рядами, семена относятся к группе, названной Гутом (1895) «Lamellata-squamata».

Семенная кожура (рис. 2, *B*) тонкая, (18) 24 (31) мк толщины, представлена 2—3-слойным наружным и 2-слойным внутренним интегументами. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента довольно крупные и покрыты толстым слоем кутикулы, часть из них вытянута и образует эпидермальные выросты, характерные для представителей этого рода. Вся поверхность эпидермальных клеток, так же как и у остальных исследованных нами видов, покрыта маленькими кутикулярными сосочками, через которые происходит, по-видимому, поглощение влаги. Все клетки, кроме клеток внутренней эпидермы внутреннего интегумента, заполнены дубильными веществами. Сама эпидерма хорошо сохранилась и представлена мелкими несдавленными клетками с несколько утолщенными боковыми и внутренними стенками.

Изученный образец: Крым, юго-западная окраина Судака, среди сорной растительности. 10 VIII 1969, В. Трифонова (10).

C. orientalis (Gay) Schröding.

Описана из Дордони (южная Франция) в 1840 г., встречается в Южной Европе, Сев. Африке и Западной, Средней и Центральной Азии.

Растения этого вида сильно варьируют по размерам стебля (от 8.5 до 120 см высотой), цветка (чашелистики от 7.5 до 21.1 мм дл.; шпорец от 6.5 до 12 мм дл.), по плотности кисти и по другим признакам; Буш (1902) и Б. К. Шишкин выделили 2 разновидности, var. *laxissima* N. Busch — с редкой кистью и крупными цветками (чашелистики 17—18 мм дл., но с коротким шпорцем 7—9 мм дл.) и var. *pulchra* Schischk. — с рыхлой кистью, очень крупными цветками (чашелистики до 20 мм дл.; рис. 3) и с более широкими долями листьев. При просмотре гербария нам показалось возможным выделить среди высоких растений с крупными цветками 3 группы: растения с цветками, имеющими короткий и толстый шпорец (7.5—8.5 мм дл. и 2.1—2.6 мм шир.), затем с цветками, имеющими длинный и тонкий шпорец (9.8—12 мм дл. и 1.6—1.9 мм шир.) и промежуточную группу со шпорцем 9.0—11.0 мм дл. и 2.1—2.3 мм шир. Однако после просмотра и обмера массового материала, собранного нами из нескольких популяций, оказалось, что внутри популяции растения различаются по всем вышеназванным признакам. Необходимо дальнейшее исследование большого числа популяций. Пока мы вынуждены оставить объем этого вида без изменений, тем более что и кариологическое, и анатомическое исследование двух популяций не выявило между ними различий.

Материал для цитологических исследований был собран нами в Армении (окр. селений Горован и Аван) и Грузии (окр. Боржоми). Число хромосом, 2n=16, было впервые определено Бекманом в 1928 г. (Grunwald, 1928 г.), а затем подтверждено Грегори (1941). Оба этих автора ограничились подсчетом хромосомного числа, морфология же хромосом ими не изучалась.

Описание кариотипа. Кариотип (2n=16), рис. 1, *Г*, *Г′*, характеризуется двумя парами больших субметацентрических хромосом с разной степенью асимметрии (отношение плеч 1.06 и 1.5). Обе они имеют и маленький спутник. Остальные 6 пар небольшие, постепенно убывающие по длине (от 4.2 до 2.1 мк) акроцентрики (отношение плеч от 7.4 до 3.2).

Сравнение кариотипов этих двух видов, *C. ambigua* и *C. orientalis*, еще раз подчеркивает их близкое родство: оба вида характеризуются двумя парами больших метацентрических хромосом с маленькими спутниками и шестью парами небольших акроцентрических хромосом. Интересно отметить, что только у этих двух видов, в отличие от остальных исследованных нами представителей рода *Consolida*, большое плечо второй пары хромосом превышает по величине большое плечо первой пары; меньшие плечи всех шести небольших пар акроцентрических хромосом очень небольшие (0.5 мк) и равны между собой. Отличаются же эти виды несколько неодинаковой степенью асимметрии акроцентрических хромосом, наличием спутника у III пары хромосом *C. ambigua* и общей длиной хромосом гаплоидного набора.

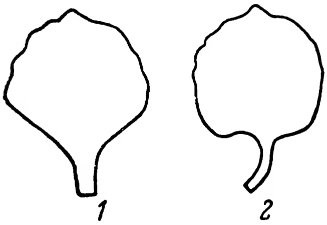


Рис. 3. Верхние боковые чашелистики цветка *Consolida ambigua* (*1*) и *C. orientalis* (*2*).

Характеристика семени и семенной кожуры. Гут (1895) приписывает этому виду бурые семена, а Буш (1902) — черные. На самом деле окраска семян темно-серая или темно-коричневая, почти черная, точно такая же, как у *C. ambigua*. Семена гораздо более мелкие, чем у *C. ambigua* — (1.3) 1.5 (1.7) мм дл. и (0.9) 1.1 (1.5) мм шир., 3—4-гранные, клиновидные. По форме эпидермальных выростов этот вид относится также к той же группе «Lamellata-squamata», что и *C. ambigua*.

По строению семенной кожуры данные виды хорошо отличаются. У *C. orientalis* семенная кожура более толстая — (36) 42—56 (74) мк толщины, т. е. в 2 или даже более раза превышает по толщине семенную кожуру *C. ambigua*. Наружный интегумент состоит из большего числа слоев, количество их доходит до пяти. Наружная эпидерма наружного интегумента состоит из более крупных, но менее кутинизированных клеток. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента из мелких хорошо сохранившихся клеток с утолщенными боковыми и внутренними стенками. В семенной кожуре данного вида содержится значительно меньше дубильных веществ, чем у *C. ambigua*.

Изученный образец: Кавказ, Ереванский ботанический сад, на газонах у здания гербария. 14 VI 1971, В. Трифонова, № 16.

Несмотря на то что *C. orientalis* хорошо отличается по морфологическим признакам, так же как и по строению семенной кожуры от *C. ambigua*, в гербарии тем не менее часто можно встретить неправильные определения этих двух видов. На основании первоописания (Gay, — цит. по: Des Moulins, 1840) и ряда других источников (Willkomm a. Lange, 1880; Буш, 1902; Гроссгейм, 1930, 1950; Munz, 1967б), а также после детального просмотра гербария мы составили таблицу основных морфологических признаков, по которым отличаются эти 2 вида (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Основные морфологические признаки, учитываемые при характеристике *Consolida ambigua* и *C. orientalis* (размеры в мм)

Признак	*C. ambigua*	*C. orientalis*
Высота растения (в см)	20—60	(8.5) 20—75 (120)
Размер и форма кисти	Длинная, обычно редкая	Длинная, густая
Расположение прицветников	Отодвинуты от основания цветоножки; по крайней мере нижние не достигают его	Приближены к основанию цветоножки
Окраска чашелистиков	Синие, реже белые и бледно-розовые	Пурпурно-фиолетовые [1]
Форма верхних боковых чашелистиков и длина ноготка	Округлояйцевидные, постепенно суженные в коротенький ноготок 2—2.5 (рис. 3, *1*)	Почти округлые, внезапно суженные в более длинный ноготок (2.5) 3.5—4.5 (5.5) (рис. 3, *2*)
Абсолютная и относительная длина шпорца	(13) 15—16 (18), равен пластинке нектарника или слегка ее превышает	(6.5) 8.0—9.0 (12.0), короче пластинки нектарника
Длина пластинки нектарника	13—15 (16)	9.0—19 (22.3)
Длина средней лопасти пластинки нектарника	3.5—5.0	(4) 7.0—8.5 до 10
Длина листовки и ее форма	(13) 15—20, постепенно суженная вверху в довольно длинный носик	(12) 15—27, вверху внезапно обрывающаяся в коротенький носик
Длина носика	(2.0) 2.5—2.75	1.0—1.5 (1.7)
Характер шва листовки	Края шва не утолщены	Края шва сильно утолщены

Эти виды также хорошо отличаются характером опушения стебля и листовки. Исследованию опушения *C. ambigua* и *C. orientalis* посвящена небольшая работа Хиландера (Hylander, 1945); он считает, что растения *C. ambigua* опушены согнутыми крючковидными волосками, а *C. orientalis* — очень короткими прямыми волосками. Стебель у обоих видов, как и листовка, покрыт немногочисленными желтоватыми волосками, пузыревидно расширенными при основании. Среди просмотренных нами типичных экземпляров *C. ambigua* были найдены растения с опушением, указанным для этого вида Хиландером; кроме того, у некоторых растений стебель в верхней части опушен не только прижатыми, но и коротенькими оттопыренными волосками, такими же как у *C. orientalis*; экземпляр этого последнего вида, собранного в Аване (Армения), был опушен также еще и железистыми волосками, очень длинными, во много раз превышающими по длине все остальные. Что касается опушения листовки, то у *C. ambugia* она густо покрыта прижатыми волосками и пузыревиднорасширенными, при основании желтоватыми. У *C. orientalis* опушение менее густое и, кроме уже перечисленных волосков, представлено еще и короткими оттопыренными волосками.

---

[1] Берт (Burtt, 1952) сообщает о том, что среди садовых форм *C. orientalis* встречаются растения как с пурпурно-фиолетовыми, так и с ярко-розовыми цветками. Растения с бледно-розовыми и голубыми цветками характерны для сортов *C. ambigua*. О нахождении ярко-розовой формы *C. orientalis* в природе (р-н Полтавы) указывал еще Невский (1937). И. И. Карягин (1953) указывает на растения этого вида с розовыми и белыми цветками из Пирчевана и Шемахи. К сожалению, 2 гербарных листа с этими растениями не были найдены нами. Среди просмотренного гербария было найдено несколько листов растений с цветками нетипичной окраски, но так как в основном это были старые сборы (конец XIX — начало XX в.), трудно было судить о степени интенсивности розовой окраски. Среди растений, наблюдаемых нами в природе, только одно отличалось бледно-сиреневыми цветками (Ереван, бот. сад). Интересно отметить, что Шоу (Soó, 1922) описал var. *thessalonica* с бледно-фиолетовыми цветками и шпорцем, несколько большим обычного, равным чашелистикам, как промежуточную форму между *C. ambigua* и *C. orientalis*. Несомненный интерес представили бы опыты по скрещиванию двух этих видов; наличие одинакового числа сходных по морфологии хромосом наводит на мысль о возможности гибридизации их в природе, хотя мы и находим у Дэвиса (1965) замечание о том, что, несмотря на близость *C. ambigua* к *C. orientalis*, как известно, они не скрещиваются.

Еще одним достаточно четким признаком, по которому различаются эти 2 вида, является характер ветвления стебля. Миллер (Miller, — цит. по: Burtt, 1952) обратил внимание на то, что боковые ветви у *C. orientalis* направлены под небольшим углом вверх и производят впечатление скорее прижатых, чем раскидистых. Это дало ему основание назвать *C. orientalis* «Upright Larkspur», а *C. ambigua* «branching Larkspur» из-за более ветвистого стебля с раскидистыми почти горизонтальными ветками, у которых только цветоносная часть направлена кверху.

ЛИТЕРАТУРА

Буш Н. А. (1902). *Ranales* флоры Кавказа. — Гиндилис В. М. (1966). Митотическая спирализация хромосом и кариограммный анализ у человека. Цитология, 8, 2. — Гроссгейм А. А. (1930). Флора Кавказа, 2. — Гроссгейм А. А. (1950). Флора Кавказа, 4. — Захарьева О. И. и С. Б. Астанова. (1968). Хромосомные числа некоторых дикорастущих видов цветковых растений Средней Азии. ДАН Тадж. ССР, 11, 11. — Карягин И. И. (1953). Род *Consolida* S. F. Gray. Флора Азербайджана, 4. — Левитский Г. А. (1931). Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 27, 1. — Невский С. А. (1937). Род *Delphinium* L. Флора СССР, 7. — Трифонова В. И. (1971). Сравнительно-анатомическая характеристика семенной кожуры рода *Arabidopsis* Heynh. Бот. ж., 56, 8. — Basak S. L. (1964). The interchromosome distribution of chiasmata in interchange heterozygotes of *Delphinium*. Heredity, 19. — Basak S. L. a. H. K. Jain. (1963). Autonomous and interrelated formation of chiasmata in *Delphinium* chromosomes. Chromosoma, 13. — Battaglia E. (1957). Simultaneous and successive pretreatments in chromosome analysis. Caryologia, 9, 2. — Beckman I. (1928). Kreuzungsuntersuchungen an *Delphinium orientale*. Hereditas, 11, 1. — Bönicle L. (1911). Zur Kentnis der Prophasen der heterotypischen Teilung einiger Pollenmutterzellen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 29, 2. — Boissier E. (1867). Flora orientalis, 1. — Boissier E. (1888). Flora orientalis. Suppl. — Burrt B. L. (1952). *Delphinium orientale*. Curt. Bot. Mag., 169, 1. — Chater A. O. (1964). Genus *Consolida* S. F. Gray. Flora Europaea, 1. — Chowdhuri P. K., P. H. Davis a. M. Hossain. (1958). Materials for a flora of Turkey; 3. Notes Bot. Gard.. Edinb., 22, 4. — Davis P. H. (1965). Flora of Turkey; 1. — Davis P. H., J. Cullen, M. J. E. Coode a. J. C. Hedge. (1965). Materials for a flora of Turkey; X. Notes Bot. Gard. Edinb., 26, 2. — Des Moulins Ch. (1840). Catalogue raisonné des plantes qui croissent spontaniment dans de departement de Dordogne. — Eichwald E. (1831). Plantarum novarum vel minus cognitarum quas in itinere capio caucasico. — Gregory W. C. (1941). Phylogenetic and cytological studies in *Ranunculaceae* Juss. Trans. Amer. Phil. Soc., 31, 5. — Hocquette M. (1922). Observations sur le nombre des chromosomes chez quelques Ranonculacees. Compt. Rend. Soc. Biol. France, 87, 38. — Host N. T. (1831). Flora austriaca, 2. — Huth E. (1895). Monographie der Gattung *Delphinium*. Bot. Jahrb. Syst. Pflanz. und Pflanz. — Hylander N. (1945). Nagra anmärkningar om de som prydnadsväxter odlade arterna av *Delphinium* undersläktet *Consolida*. Bot. Not., 1. — Jain H. K. a. A. K. Bose. (1960). Experimentally induced inter-bivalent redistribution of chiasmata in *Delphinium*. Nature, 186, 4720. — Jain H. K. a. N. Matherchandani. (1961). The control of infranuclear distribution of chiasmata in *Delphinium*. Heredity, 16. — Jain H. K., K. N. Vasudevan a. S. L. Basak. (1963). Experimental production of a new karyotype in *Delphinium*. Chromosome, 14. — Jain H. K. a. S. L. Basak. (1965). Experimental modification of chiasma distribution in *Delphinium*. Ind. J. genet., 25, 1. — Kurita M. (1955). Cytological studies in *Ranunculaceae*. III. The karyotypes of several species in *Delphinium*, *Lycoctonum* and *Aconitum*. Bot. Mag., 68, 807. — Kurita M. (1965). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXIII. Mem. Ehim. Univ. Sect. II, Ser. B, V, 2. — Langlet O. (1927). Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. Svensk Bot. Tidskr., 21, 1. — Linnaeus C. (1753). Species plantarum, I. — Linnaeus C. (1762). Species plantarum 1, ed. 2. — Munz Philip A. (1967a). A synopsis of African species of *Delphinium* and *Consolida*. J. Arnold Arbor., 48, 1. — Munz Philip A. (1967б). A synopsis of the Asien species of *Consolida* (*Ranunculaceae*). J. Arnold Arbor., 48, 2. — Podlech D. a. A. Dieterle. (1969). Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. Candollea, 24, 2. — Soó R. v. (1922). Über die mitteleuropäischen Arten und Formen der Gattung *Consolida* (DC.) S. F. Gray. Österr. Bot. Zeitschr., 71. — Tischler G. (1934). Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins, mit Ausblicken auf andere Florengebiete. Bot. Jahrb., 67, 1. — Tjebbes K. (1927). The chromosomes of three *Delphinium* species. Hereditas, 10, 1—2. — Willkomm M. a. J. Lange. (1880). Prodromus florae Hispanicae. 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 VI 1972).

SUMMARY

The article presents data of a biotaxonomical study of Caucasian representatives of the genus *Consolida* from two sections: *Consolida* and *Macrocarpa*. The comparison of *C. ambigua* and *C. orientalis*, has shown that these two species having been united into one section *Macrocarpa* by Huth (1895) according to the form of spurs and follicles, remarkably differ not only in features of outer morphology, but also in structure of seed-coat. At the same time the great similarity in chromosome morphology emphasizes once more their close affinity.

As to the Caucasian representatives of the section *Consolida*, here we, following the majority of modern botanists, deprive *C. paniculata* of the rank of species and regard it as a subspecies of *C. regalis*. However adopting this point of view it is worth while to mark that differences between the subspecies are much less pronounced, than it is usually thought. Statistic treatment of the quantitative characters has shown the presence of vague differences in characters of outer morphology and almost complete identicity in comparison of chromosome morphology and seed-coat structure. The chromosome number has been for the first time counted (2n=16) in *C. regalis* subsp. *paniculata*; and their morphology has been studied. We consider *C. divaricata*, lately regarded in the rank of subspecies or even a variety of *C. regalis*, to be an independent species, well enough differing from both subspecies of *C. regalis* in morphological and karyological characters as well as in seed-coat structure. For this species the number of chromosomes has been for the first time counted (2n=16) and their morphology studied as well.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018)581.9

И. Д. Кильдюшевский

В ЗАЩИТУ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ОБСЛЕДОВАНИЙ ПО КВАДРАТАМ

I. D. KILDYUSHEVSKY. A WORD IN DEFENCE OF FLORISTIC INVESTIGATIONS IN SQUARES

На фактическом материале по изучению флоры мхов автономной республики Коми доказывается преимущество флористических обследований по квадратам по сравнению с обычно практикующимися методами.

Метод флористических обследований по квадратам прочно вошел в практику работы зарубежных флористов. «Flora Europaea» обосновывается на сети квадратов 50×50 км. В Финляндии принята сетка 10×10 км. В Англии она доведена даже местами до квадратов величиной 2×2 км. В нашей стране такая методика до сих пор не нашла применения. Высказываются даже сомнения в ее целесообразности. Попытаюсь доказать ее достоинства на основе своего собственного, хотя еще и не очень продолжительного (3 года) опыта.

Начиная с 30-х годов на территории республики Коми велись интенсивные геоботанические обследования, охватившие всю ее территорию. Параллельно с описаниями растительности осуществлялись и флористические сборы. Коллекции цветковых растений легли в основу подготовленной к печати «Флоры Северо-Востока европейской части СССР». Наряду с этим собирались и мохообразные. Приведение их в порядок выпало на долю автора настоящей заметки. Собранные за 30 лет, приблизительно 3500 конвертов включали 233 вида (29 печеночников, 29 сфагнов и 175 бриевых мхов). Еще до завершения определения этих сборов встал вопрос о составлении флоры мохообразных Коми АССР, но, не говоря уже о неполноте имевшегося прежде списка мхов, собранные ранее материалы ни в коей степени не отражали географического распространения отдельных видов. Нужны были дополнительные обследования.

Будучи глубоко убежденным в преимуществах сбора материалов по квадратам, автор решил применить его на практике. Территория Коми республики была разбита на 53 квадрата размером 100×100 км (часть из них не целые), в каждом из которых надлежало провести достаточно полные сборы.

Когда имевшиеся прежде сборы мхов (включая печеночники) были распределены по этой сетке квадратов, то оказалось, что для территории 12 квадратов сборы вообще отсутствовали, а на 5 было собрано от 1 до 3 видов, которые также, конечно, нельзя было принимать в расчет. На остальных квадратах имелось от 11 до 112 видов — картина в достаточной степени пестрая, чтобы обосновывать на ней какие-либо выводы.

С 1969 г. начались систематические обследования отдельных квадратов, в которых принимали участие автор настоящей заметки и Г. В. Железнова. Они проводились всякий раз в достаточно типичном для данного квадрата пункте, из которого совершалось 4—5 экскурсий с расчетом охвата ими максимального количества местообитаний. В каждом пункте собирались по возможности все виды, независимо от наличия их в других местообитаниях. Это диктовалось опасениями пропустить трудноразличимые в поле виды, а также желанием возможно более полного познания экологии всех видов. В итоге в каждом пункте собиралось от 300 до 500 конвертов.

К настоящему времени обследовано 24 квадрата. К сожалению, к обработке этих сборов удалось приступить лишь недавно. Определены коллекции только из 6 квадратов. Что же дают эти первые материалы, собранные по новому для нашей страны методу? Насколько полно отражают они флористическое богатство соответствующей местности?

Ответ на этот вопрос может быть получен разными путями: 1) можно проанализировать видовой состав рядом расположенных квадратов, имеющих сходные наборы растительных группировок; этот путь пока отпадает, так как изученные квадраты находятся далеко друг от друга и отнюдь не одинаковы по растительности; 2) можно проследить постепенное наращивание числа найденных видов с каждой последующей экскурсией; если последняя из них даст мало дополнительных видов, то можно считать, что флора исследуемого пункта изучена достаточно полно; такой анализ мы собираемся провести в самом непродолжительном будущем; 3) если известен «костяк» видов, т. е. виды, широко распространенные в данном районе, то допустимо судить о полноте обследования по наличию их в каждой из обследованных флор; 4) по общему числу зарегистрированных видов.

Два последних критерия мы и попытаемся проанализировать.

Начнем с первого из них. На основании начальных этапов работы в Коми АССР наметился список из 57 видов, которые встречаются всюду или почти всюду (в дальнейшем этот список, вероятно, изменится и, надо полагать, расширится). Наличие их в сборах по отдельным пунктам показано в табл. 1.

Отсутствие ряда видов в первых трех пунктах обусловлено выклиниванием к северу ареала многих видов, в частности сфагнов. Южнее они становятся обычными. Но наряду с этим имелись и явные пробелы в сборах. Так, очевиден пропуск *Sphagnum squarrosum*, *Dicranum polysetum*, *Funaria hygrometrica*, *Paludella squarrosa*, *Thuidium abietinum*, *Tomenthypnum nitens* в Юнь-Яге и *Sphagnum squarrosum*, *S. lindbergii*, *S. majus*, *S. fuscum*, *Paludella squarrosa*, *Drepanocladus fluitans* и *Calliergon stramineum* в Подчерье, поскольку эти виды были собраны в пределах данных квадратов нашими предшественниками. Впрочем, в пункте нашего обследования просто могло не оказаться биотопов, в которых встречаются соответствующие виды. Требовать, чтобы обследованный пункт отвечал по флористическому составу любому другому равновеликому пункту в пределах того же квадрата, конечно нельзя. Задача заключается в том, чтобы найти ту разумную грань, за пределами которой увеличение видового списка будет достигаться ценой слишком больших затрат труда и времени. Пока эта грань остается неизвестной. Мы в своей работе обычно ограничивались 4—5 экскурсиями. По-видимому, это число недалеко от оптимума.

Перейдем теперь к анализу общего числа учтенных видов (табл. 2). Обращает на себя внимание изменение числа видов с географической широтой. Больше всего их в квадрате 9, расположенном в лесотундре. Но этот же квадрат характеризуется очень большим числом видов, собранных нашими предшественниками. Это следует приписать в основном активной деятельности Н. С. Котелиной, которая в течение нескольких лет проводила изучение лугов на Юнь-Ягинском стационаре КФАН, собирая одновременно и мхи. Большой разрыв между общим числом зарегистрированных здесь видов (179) и нашими сборами (141 вид) обу-

ТАБЛИЦА 1

Наличие основных видов мхов на обследованных участках

Вид	Широтный пояс					
	69°	68°	68°	67°	64°	63°
	Хальмер-Ю	Воркута	ст. Полярный Урал	Юнь-Яга	Подчерье	Савинобор
Marchantia polymorpha	+	+	+	+	+	+
Pellia spp.	+	—	+	+	+	+
Barbilophozia hatcheri	+	+	+	+	+	+
B. lycopodioides	+	+	+	+	—	+
B. kunzeana	+	+	+	+	+	+
B. ventricosa	+	+	+	+	+	+
Mylia anomala	—	+	—	+	+	+
Blepharostoma trichophyllum	—	+	+	+	—	+
Ptilidium ciliare	+	+	+	+	+	—
P. pulcherrimum	—	—	—	+	+	+
Sphagnum magellanicum	—	—	—	+	+	+
S. centrale	—	—	—	+	+	+
S. squarrosum	+	+	+	—	—	+
S. lindbergii	—	+	—	+	—	—
S. riparium	—	+	—	+	+	—
S. obtusum	—	+	—	+	+	—
S. majus	—	—	—	—	—	+
S. jensenii	—	+	+	+	+	+
S. angustifolium	—	—	—	+	+	+
S. girgensonii	—	+	+	+	+	+
S. russowii	—	+	+	+	+	+
S. fuscum	—	+	—	+	—	+
S. warnstorfii	+	+	—	+	+	—
S. nemoreum	—	+	+	+	+	+
Polytrichum commune	+	+	+	+	+	+
P. juniperinum	+	+	+	+	+	+
P. alpestre	—	+	+	+	+	+
P. piliferum	+	+	+	+	+	+
Ceratodon purpureus	+	+	+	+	+	+
Dicranum congestum	+	+	+	+	+	+
D. scoparium	—	+	+	+	+	+
D. polysetum	—	—	—	—	+	+
D. affine	—	—	—	+	+	+
Funaria hygrometrica	—	+	—	—	+	+
Pohlia nutans	+	+	+	+	+	+
Mnium rugicum	+	+	+	+	+	+
M. pseudopunctatum	+	+	+	+	+	+
M. cinclidioides	—	+	—	+	+	+
Aulacomnium palustre	+	+	+	+	+	+
Paludella sguarrosa	+	+	+	—	—	—
Philonotis fontana	—	—	+	+	+	+
Climacium dendroides	—	+	+	+	+	+
Thuidium abietinum	—	+	+	—	—	—
Drepanocladus exannulatus	+	+	—	+	+	+
D. fluitans	—	+	—	+	—	+
D. uncinatus	+	+	+	+	+	+
Calliergon stramineum	+	+	—	+	—	—
C. giganteum	+	+	+	+	+	+
C. cordifolium	+	+	+	+	+	+
Tomenthypnum nitens	+	+	+	—	—	—
Brachythecium salebrosum	—	+	+	—	—	+
Pleurozium schreberi	+	+	+	+	+	+
Plagiothecium denticulatum	—	—	+	+	+	+
Hypnum lindbergii	+	—	+	+	+	+
Ptilium crista-castrensis	—	+	+	+	+	+
Rhytidiadelphus triquetrus	—	—	+	+	+	+
Hylocomium splendens	+	+	+	+	+	+

ТАБЛИЦА 2

Общее число собранных видов мхов

Показатель	Номер квадратов					
	1	2	3	9	28	35
	Хальмер-Ю	Воркута	ст. Полярный Урал	Юнь-Яга	Подчерье	Савинобор
Число видов, собранных предшественниками	—	46	1	112	43	—
Число видов, собранных нами	70	130	117	141	97	86
Суммарное число видов	70	139	117	179	117	86

словлен тем, что Котелина захватила своими экскурсиями и близлежащие отроги Полярного Урала, куда нам попасть не удалось.

Можно привести еще две цифры. В 60-е годы в районе ст. Сивая Маска (в пределах того же квадрата 9, где расположена Юнь-Яга) работал Лесотундровый стационар БИН АН СССР. Собирались и мохообразные, правда, не специально, а к описаниям растительности, но все же достаточно интенсивно. Список их был опубликован (Катенин и Боч, 1969). Он включает 116 видов. Другой пункт, обследованный в бриологическом отношении довольно детально, это территория Мыелдинской лесной дачи (она захватывает часть наших квадратов 47 и 48). Здесь в течение полевого сезона 1940 г. проводил лесотипологические исследования Б. П. Колесников. Собранные им мхи были обработаны Р. Н. Шляковым. Эта коллекция составляет основную часть собранных нашими предшественниками видов (100 в кв. 47 и 24 в кв. 48).

Таким образом, наши 4—5-дневные сборы в одном пункте отнюдь не меньше коллекций, собранных в течение целого сезона (Б. П. Колесников) и даже нескольких полевых сезонов (коллектив стационара БИН). Это в достаточно красноречивой форме свидетельствует в пользу применяемых нами методов, т. е. сборов, хотя и на ограниченной территории радиусом 2.5—3 км, но с обходом всех представленных здесь местообитаний из числа перечисленных в заранее составленном сводном списке их.

Остается добавить, что обследование по квадратам делает практически излишним нанесение точками отдельных пунктов сбора — работу очень сложную и трудоемкую. Один кружок (место сбора элементарной флоры) в пределах квадрата будет служить делу познания ареала вида отнюдь не хуже, чем десятки точек в том же квадрате. Но в то время как отсутствие кружка в каком-либо квадрате на карточке ареала данного вида в значительном числе случаев будет следствием выклинивания вида, пустые пространства на точечных картах ареалов сплошь и рядом покажут лишь территории, обойденные обследованием.

ЛИТЕРАТУРА

Катенин А. Е. и М. С. Боч. (1969). Печеночники, мхи и лишайники. В сб.: Экология и биология растений лесотундры. Опыт изучения почвенно-растительных комплексов лесотундры. I.

Институт биологии
Коми филиала
Академии наук СССР,
Сыктывкар.

(Получено 10 II 1972).

ТОМ 58 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1973, № 4

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.821 : 581.48 : 582.675.1

Н. С. Морозова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *CALTHA*

С 1 рисунком

N. S. MOROZOVA. COMPARATIVE ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF THE SPERMODERM OF SOME SPECIES OF *CALTHA*

Статья посвящена изучению некоторых видов рода *Caltha*. Для решения вопросов систематики внутри рода автор впервые привлекла данные анатомического строения спермодермы. Этот признак оказался очень эффективным и важным, так как близкие виды, такие как *C. palustris*, *C. cornuta*, *C. polypetala* и др., сильно отличаются друг от друга по строению их спермодермы. В заключение автор дает ключ для определения видов рода *Caltha* по строению их спермодермы.

Библиографический список содержит 20 названий цитированных работ.

При изучении систематики рода *Caltha* исследователь неизбежно сталкивается с рядом трудностей: виды обладают очень сходной морфологией, чем и объясняется различная таксономическая их трактовка разными авторами. Особенно это касается комплекса видов *Caltha palustris*, относительно которого существует приблизительно столько же мнений по поводу объема и границ этой группы растений, сколько авторов обращалось к ней в ходе своих исследований.

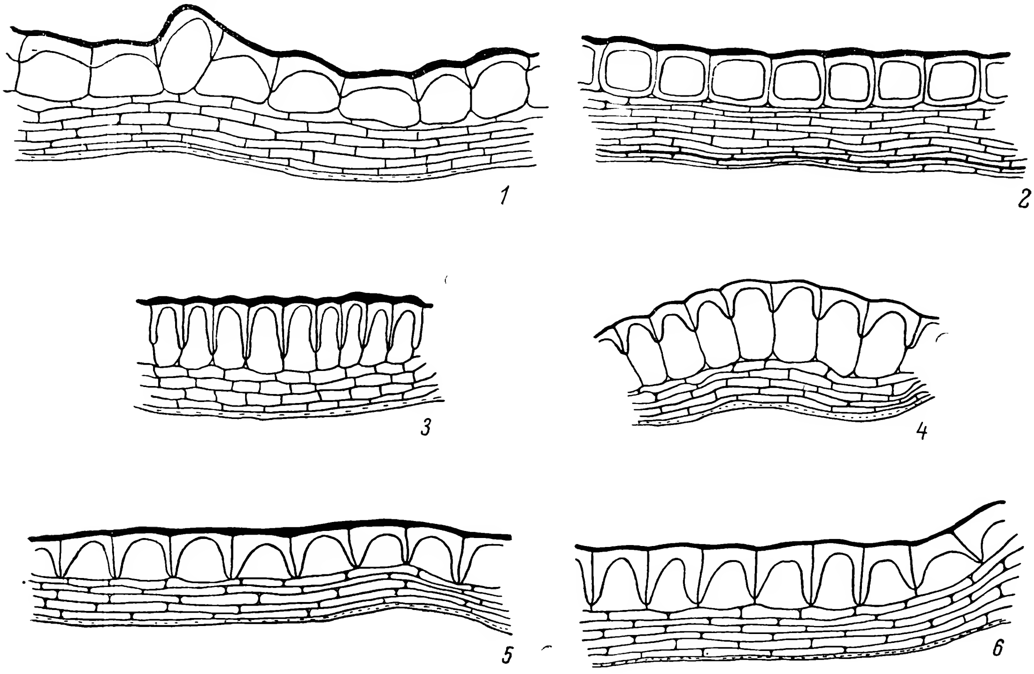
Основными морфологическими признаками, от которых отталкивается большинство исследователей рода *Caltha*, являются: число членов околоцветника, размеры цветков и их количество в соцветии, форма соцветия, форма и число листовок в многолистовках, форма и размеры прикорневых листьев. Однако этого недостаточно. На наш взгляд при наличии у исследователя достаточного выбора можно было бы составить почти непрерывный ряд форм по этим признакам, так как эти признаки трансгрессирующие.

Опираясь на литературные данные, можно сказать, что несомненный интерес и большое значение представляет собой изучение кариотипов этого комплекса растений, которые имеют 2 основных числа $x=7$ и $x=8$ и варьируют по числу соматических хромосом от $2n=16$ до $2n=80$ (Löve a. Löve, 1961). Это явление заслуживает большого внимания, но, к сожалению, мне не удалось к настоящему времени осуществить кариологический анализ этой группы растений, так как семена *Caltha* теряют всхожесть через 1—2 месяца после сбора при хранении их в лабораторных условиях, а достаточного количества свежего материала не было в моем распоряжении.

Вышеизложенные причины побудили меня к дальнейшим поискам каких-либо достоверных критериев, на основании которых можно было бы разграничить близкородственные виды рода *Caltha*.

Одним из таких критериев оказался анализ анатомического строения семенной кожуры, так как этот признак константен и используется для внутриродовой систематики (Алявдина, 1931; Александров и Александрова, 1935, 1943; Меликян, 1964а, 1968).

Несмотря на довольно детально разработанную систематику видов рода *Caltha*, исследования анатомического строения спермодермы растений сем. *Ranunculaceae* почти не коснулись этого рода. Общие данные можно найти в работах Лонэ (Lonay, 1900, 1904, 1917), занимавшегося изучением сем. *Ranunculaceae*, в частности некоторыми видами *Trollius* и *Ranunculus*. В более позднем труде Ф. Нетолицкого встречаются лишь разрозненные и необобщенные упоминания о роде *Caltha*, не дающие достаточно полной картины строения семенной кожуры.



Поперечный срез через спермодермы видов *Caltha*.

1 — Caltha palustris; 2 — C. cornuta; 3 — C. membranacea; 4 — C. sibirica; 5 — C. polypetala; 6 — C. laeta.

Таким образом, приводимое ниже описание анатомического строения спермодермы рода *Caltha* в целом и отдельных его представителей (см. рисунок) является первой попыткой в этом направлении и несомненно претерпит ряд изменений при дальнейшем, более углубленном и расширенном его изучении.

Исследуемым материалом служили семена 7 видов *Caltha*, собранных автором летом 1966, 1967, 1968 гг., а также взятых из гербариев БИН АН СССР, Тартуского государственного университета, Эстонской АН, Ботанического института АН АрмССР и выписанных из различных семенных лабораторий СССР и из-за границы. После предварительной обработки семена резались вручную на замораживающем и на обычном микротомах. Срезы зарисовывались при помощи рисовального аппарата РА-4, на микроскопах МБИ-11 и МБИ-6 и фотографировались. Проводился также целый ряд микрохимических реакций на полученных срезах.

При целом ряде ярких отличий, о которых будет сказано ниже, необходимо отметить общие черты строения спермодермы, присущие всему роду *Caltha* в целом.

Форма поперечного среза семени у большинства видов овальная. Иногда благодаря своеобразной группировке эпидермальных клеток наружного интегумента на поверхности семени образуются ребра, варьирующие по числу и форме в пределах рода. Сбоку среза хорошо виден сильно выступающий семенной шов, образованный за счет увеличения числа слоев интегументальной паренхимы с пустыми клетками и сохранившихся клеток внутреннего интегумента. Здесь располагается проводящий пучок (иногда их 2), элементы которого в зрелом семени одревесневают и превращаются в механический тяж. Форма и размеры шва у различных видов самые разнообразные.

Наружный интегумент состоит из 2 эпидерм и нескольких слоев клеток дериватов интегументальной паренхимы. Снаружи эпидерма покрыта кутикулой, варьирующей по толщине у разных видов. Эпидерма образована крупными клетками, форма которых бывает различна: от овальных и сильно вытянутых в радиальном направлении до почти прямоугольных, сплюснутых. Клеточные стенки, состоящие их целлюлозы, гемицеллюлозы с примесью лигнина, чаще всего утолщены снаружи, иногда с боков, что на поверхности семени заметно в виде крапинок, и лишь у одного вида равномерно утолщены все стенки эпидермальных клеток. Полость клеток заполнена гидрофильными веществами светло-коричневого цвета.

Интегументальная паранхима представлена, как правило, несколькими слоями сильно сплюснутых, плотно прилегающих друг к другу клеток, заполненных темным содержимым. В области шва боковые клетки иногда радиально вытягиваются, в середине и вокруг пучка лежат рыхло, свободно, приобретая округлую форму. Содержимое в них чаще всего отсутствует. Внутренняя эпидерма наружного интегумента обычно представлена сильно сдавленными окрашенными клетками.

Внутренний интегумент состоит из 2 слоев, а в области шва изредка из 3 слоев клеток. Часто интегументальные клетки настолько облитерированы, что представляют собой плотную, светло-желтую полосу без заметной дифференциации.

Каждому из исследованных мною таксонов присущи также индивидуальные особенности группового и видового ранга.

Caltha palustris **L.** (см. рисунок, *1*). Форма среза овальная. С наружной стороны хорошо выражены 10—12 треугольных ребер. Эпидерма наружного интегумента сверху покрыта тонкой кутикулой, клетки ее крупные, округлые, заполнены светло-коричневым содержимым. Наружные стенки клеток утолщены. Под эпидермой располагаются 5—6 рядов клеток паренхимы, сильно сплюснутых в горизонтальном направлении. Семенной шов на поперечном срезе имеет вид треугольника и состоит из пустых паренхимных клеток. Семена взяты из гербария БИН АН СССР и получены из семенной лаборатории в Триесте.

Ленинградская область, Рощинский район, Линдуловский заповедник, берег р. Линдуловки. Л. И. Вахтина, Н. Г. Аверьянова, Н. С. Морозова, № 4. Civico orto botanico, piazza hortis n° 4, Trieste, n° 729.

Caltha cornuta **Schott, Nyman et Kotschy.** (*2*). Форма среза более или менее овальная, несколько угловатая. Ребра менее заметные, более сглаженные, чем у *C. palustris.* Клетки эпидермы крупные, почти прямоугольной формы, клеточные стенки равномерно утолщены со всех сторон. Дериваты интегументальной паренхимы и внутренней эпидермы образуют 6—7 слоев окрашенных клеток. Внутренний интегумент хорошо выражен, состоит из 2 слоев ярко окрашенных светло-желтых клеток. Семена были взяты из гербария Тартуского государственного университета.

ЭССР, близ г. Кохтла-Ярве, на заболоченном лугу. 26 VII 1955. К. Эйхвальд, № 655.

Caltha membranacea **(Turcz.) Schipcz.** (*3*). Форма среза овальная. Ребра малозаметны, появляются лишь на поздней стадии онтогенеза семени. Эпидерма покрыта более или менее толстой кутикулой. Клетки эпидермы средней величины, несколько вытянуты в радиальном направлении. Клеточные стенки утолщены с наружной и боковой сторон. Дериваты интегументальной паренхимы представлены 2—3 слоями округлых клеток. Внутренний интегумент полностью облитерирован. Семена были взяты из гербария БИН АН СССР.

Оз. Байкал, в 3 км Ю.-В. пос. Лиственичное, на берегу ручья. 18 VII 1927, Монюшко, экз. без номера.

***Caltha sibirica* (Regel) Tolm.** (*4*). Форма среза овальная. Ребра сглаженные, малозаметные, кутикула, покрывающая эпидерму, тонкая. Клетки эпидермы крупные, вытянутые в радиальном направлении, плотно прилегающие друг к другу. Внутренний интегумент полностью облитерирован. Семена были взяты из личных сборов А. П. Соколовской, которая любезно нам их предоставила.

О. Сахалин, район бухты Анида. По топким местам и берегам протоков, повсеместно. 5 VIII 1946, А. П. Соколовская, № 73.

***Caltha polypetala* Hochst.** (*5*). Форма среза овальная. Ребер нет. Эпидерма состоит из крупных овальных клеток с сильно утолщенными боковыми и наружными стенками. Дериваты паренхимы сильно сплюснуты, лежат в 3—4 слоя. В области шва клетки дериватов более разрыхлены, по краям шва радиально удлиняются. Клетки внутреннего интегумента полностью облитерированы, образуют полосу светло-коричневого цвета. Семена взяты из Гербария Ботанического института АН АрмССР.

Армянская ССР, Меградзорский район, ущелье Гладзор, субальпийское высокотравье, на берегу ручья. Высота над уровнем моря 2200 м. 8 VIII 1967, П. П. Гамбарян, экз. без номера.

***Caltha laeta* Schott, Nyman et Kotschy.** (*6*). Форма среза овальная, почти круглая. Ребер нет. Кутикула, покрывающая эпидерму, толстая, плотная. Эпидерма состоит из крупных овальных клеток, с сильно утолщенными наружными и боковыми стенками. Интегументальная паренхима представлена 2—3 слоями неокрашенных клеток. Внутренний интегумент состоит из 2 слоев почти полностью облитерированных клеток. Семена взяты из Гербария БИН АН СССР.

Черновицкая область, Выжлукский район, Горно-Кужское лесничество. У горных потоков. 11 VII 1957, Л. А. Куприянова, экз. без номера.

Кроме этих шести видов, мною были взяты для исследования и сравнения семена североамериканского вида *C. leptosepala*, принадлежащего к той же секции *Eucaltha*, что и *Caltha palustris* complex. Несмотря на систематическую близость *C. leptosepala* к *C. palustris*, строение спермодермы *C. leptosepala* резко отличается от последней. Форма среза почти правильно эллиптическая, с 2 ребрышками по краям. Ребра образованы за счет выпячивания кутикулы. Клетки эпидермы средних размеров, почти круглые, утолщены с внешней стороны. Интегументальная паренхима представлена 2—3 слоями сплюснутых клеток. Внутренний интегумент состоит из 2 слоев облитерированных клеток. Семена были получены из Дрездена.
Botanischer Garten des Technischen Universität, Dresden, 8019, Dresden, Stuleallee, 2, № 381.

Обсуждение

Несмотря на небольшой объем изученной группы видов, проведенные исследования натолкнули меня на некоторые мысли по поводу взаимоотношений таксономического порядка внутри данной группы. К сожалению, выбор видового состава этой группы был до некоторой степени случаен, т. е. изучались все виды, семена которых имелись у меня в достаточном количестве. Таким образом, сюда попали *C. cornuta* и *C. laeta*, близко родственные *C. palustris* и отождествляемые рядом авторов (Шипчинский, 1937 г., Reese, 1952, 1954; Wcislo, 1964, 1967) с последней. Однако анализ анатомического строения их спермодермы показал, что ближе всего к *C. palustris* стоит *C. cornuta* и по признаку присутствия хорошо выраженных эпидермальных ребер в семенной кожуре их можно объединить в одну подгруппу. Тем не менее спермодерма собственно

C. cornuta имеет ряд индивидуальных отличий в форме эпидермальных клеток и толщины их стенок, в количестве слоев интегументальной паренхимы и строении внутреннего интегумента, относящихся к видовому рангу. Кроме того, на основании этого анализа можно сказать, что по строению спермодермы семена *C. palustris* относятся к более подвинутому типу (Netolytzky, 1926; Меликян, 1964а), что видно из уменьшения числа слоев клеток интегументальной паренхимы и более полной облитерации внутреннего интегумента.

Что касается спермодермы *C. laeta*, то она более других схожа с семенной кожурой *C. polypetala*, образуя с ней вторую подгруппу, где эпидермальные ребра полностью отсутствуют. Наличие этого признака подтверждает мое глубокое убеждение, основанное на изучении морфологии, экологии и географического распространения этих двух видов, в неправомочности выделения Шипчинским во Флоре СССР (1937) *C. polypetala* в отдельный ряд. Возможно, в дальнейшем придется объединить карпатскую *C. laeta* и кавказскую *C. polypetala* в один вид, который в ходе своей эволюции образовал различные географические расы.

C. sibirica и *C. membranacea* до недавних пор трактовались как подвиды, однако Шипчинский (1921) и Толмачев (1955) выделили их в самостоятельные виды, что впоследствии было признано позднейшими исследователями рода (Ворошилов, 1966). Мои данные подтвердили существование этих видов, причем по строению спермодермы они составляют как бы переходную подгруппу, тяготея как к первой подгруппе по ряду признаков, так и ко второй.

Тем самым проведенная работа подтвердила большую таксономическую ценность этих признаков и возможность дальнейшего применения их в целях систематики данного рода.

Ниже приводится ключ для определения видов рода *Caltha* по анатомическому строению спермодермы.

В заключение хочу выразить свою глубокую благодарность научному руководителю А. Л. Тахтаджяну, А. П. Соколовской, А. П. Меликяну, а также Е. В. Благовещенской и В. И. Трифоновой за ценные советы, методические указания и товарищескую помощь.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CALTHA* ПО АНАТОМИЧЕСКОМУ СТРОЕНИЮ СПЕРМОДЕРМЫ

1 Ребра на поверхности семени имеются.
  2 Ребра несглаженные, сильно выступающие.
    3 Наружный интегумент представлен 6—7 слоями клеток, внутренний полностью облитерирован, у клеток эпидермы утолщена наружная стенка: *Caltha palustris* L.
    3 Наружный интегумент представлен 7—8 слоями, внутренний — 2 слоями клеток, у клеток эпидермы утолщены все стенки: *Caltha cornuta* Schott, Nyman et Kotschy.
  2 Ребра сглаженные, внутренний интегумент полностью облитерирован.
    4 Кутикула толстая, клетки эпидермы мелкие, вытянутые в радиальном направлении: *Caltha membranacea* (Turcz.) Schipcz.
    4 Кутикула тонкая, клетки эпидермы крупные, сильно вытянутые, плотно прилегающие: *Caltha sibirica* (Regel) Tolm.
1 Ребер нет, клетки эпидермы с утолщенными наружными и боковыми стенками.
    5 Кутикула толстая, наружный интегумент состоит из 4—5 слоев клеток, внутренний интегумент облитерирован полностью: *Caltha polypetala* Hochst.
    5 Кутикула тонкая, наружный интегумент из 3—4 слоев клеток, внутренний — из 2 слоев, облитерирован не полностью: *Caltha laeta* Schott, Nyman et Kotschy.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1935). Анатомия цветка, плода и семени гороха (род *Pisum* Tourn.). Опыт сравнительно-анатомического изучения культурного растения. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1943). История развития плодовой оболочки зерновки пшеницы. Бот. ж., 6. — Алявдина А. А. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики семейства *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16, 1. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Меликян А. П. (1964а). Гистогенез спермодермы у *Brasenia schreberi* Gmel. и *Nymphaea capensis* Thunb. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биол., 2. — Меликян А. П. (1964б). Применение данных анатомии спермодермы к систематике и филогении нимфейных. В кн.: Московское совещание по филогении растений, 2-е. Тез. докл. — Меликян А. П. (1968). Значение признаков анатомического строения семенной кожуры для видовой таксономии (на примере рода *Alisma* L.). Уч. зап. Ерев. унив., 2. — Толмачев А. И. (1955). К познанию калужниц Дальнего Востока. Бот. мат. Герб. Бот. инст., 17. — Шипчинский Н. В. (1921). Новые виды *Caltha* русской флоры. Бот. мат. Герб. Гл. бот. сада РСФСР, 2, 42—43. — Lonay H. (1900). Contribution à l'anatomie des Ranonculacees; structure des pericarpes et des spermodermes. Mém. Soc. Roy. Sci. Liege. 3-èm sér., III. — Lonay H. (1904). Analise coordonnu des travaux relative à l'anatomie des teguments seminaux. Mém. Bull. Soc. Sci. Arts. Lettres Hainaut, VI ser., VI, 55. — Lonay H. (1908). Sur quelques genre rares ou critiques des Ranonculacees. Bull. Soc. Roy. Belg., 45. — Lonay H. (1917). Structure anatomique du pericarpe et du spermoderme chez les Ranunculacees. Mém. Soc. Roy. Sci. Liege. 3-em sér., VII. — Löve A. a. D. Löve. (1961). Chromosome numbers of central and northern European plant and northern plant species. — Netolytzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. Berl. Verl. von Gebr. Bormtruger. — Reese G. (1952). Hochgradig Disploidie bei *Caltha palustris*. Planta (Berl.), 41, 2. — Reese G. (1954). Euploidie, Aneuploidie und B-Chromosomen bei *Caltha palustris*. Planta, 44. — Wcislo H. (1964). Experimental hybrids in the genus *Caltha* L. Act. Biol. Crac. Ser. Bot., VII. — Wcislo H. (1967). Karyological studies in *Caltha palustris* L. s. l. Act. Biol. Crac. Ser. Bot., X. — Wcislo H. (1968). Further studies on experimental hybrids in *Caltha palustris* L. s. l. Act. Biol. Crac. Ser. Bot., XI.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 III 1972).

УДК 581.9 : 582.33 (470.118)

А. Л. Жукова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПЕЧЕНОЧНЫХ МХОВ (*HEPATICAE*) ЗЕМЛИ ФРАНЦА-ИОСИФА

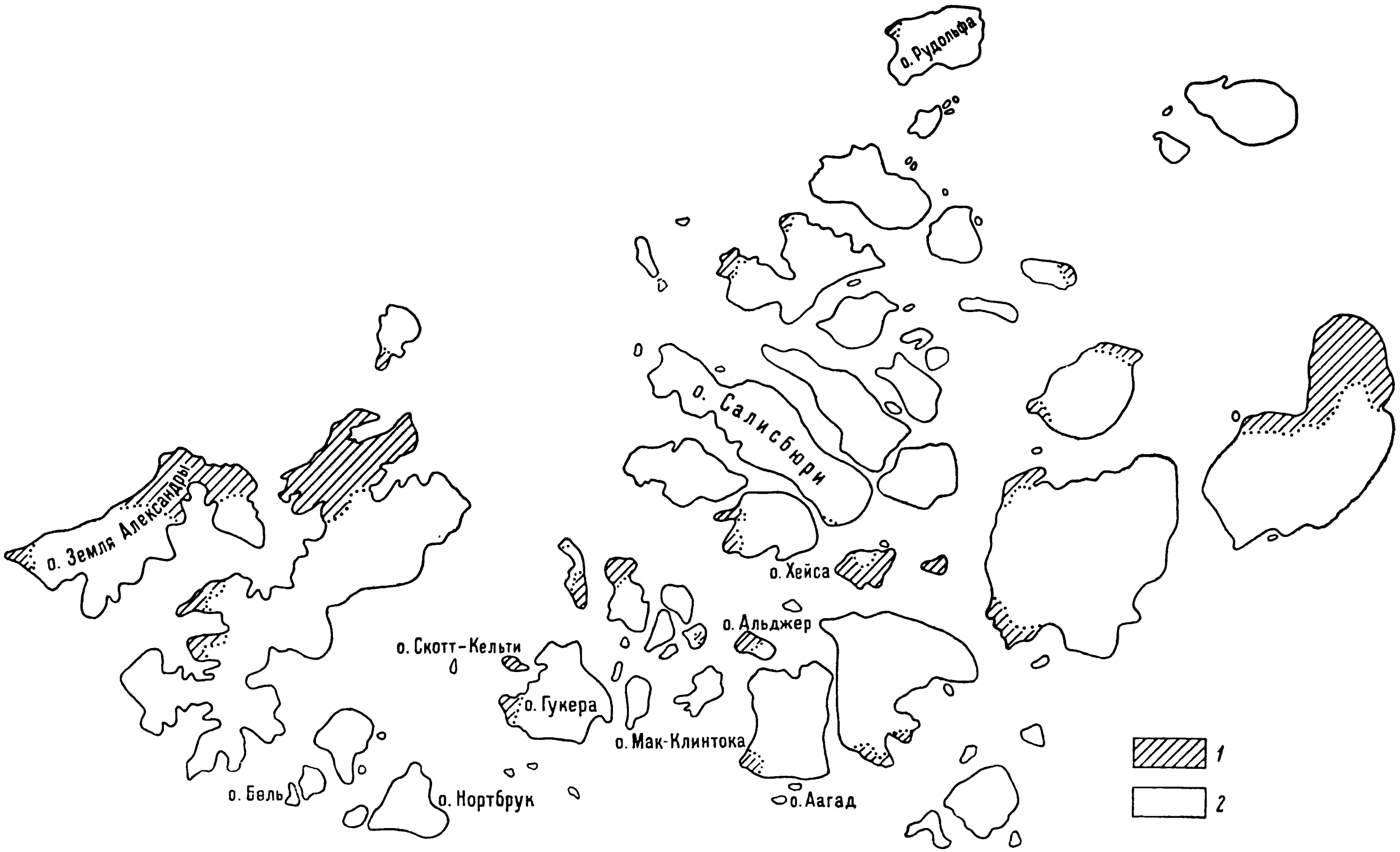
С 1 рисунком

A. L. ZHUKOVA. FLORISTIC ANALYSIS OF *HEPATICAE* FROM THE FRANZ-JOSEF LAND

Автором, по материалам личной обработки многочисленных образцов, составлен флористический список печеночных мхов архипелага Земля Франца-Иосифа. На основании этого списка, отражающего к настоящему времени все разнообразие печеночников на архипелаге, проведен флористический анализ флоры архипелага и дано сравнение ее с флорами печеночников других районов (высоких и умеренных широт). При общей бедности видового состава выявлено большое количество внутривидовых таксонов при полном отсутствии эндемов. Большинство видов широко распространены в Арктике, многие заходят в бореальную зону, однако некоторые виды редки вообще и впервые приводятся для Советского Союза. Из 48 видовых и внутривидовых таксонов 41 — новые для архипелага, а 19 — для СССР.

Архипелаг Земля Франца-Иосифа занимает одно из самых северных положений в мире (80—82° с. ш.), входя в состав области арктических пустынь (Александрова, 1950; Короткевич, 1970).

Площадь архипелага — около 16 500 км^2. Сведения о количестве островов несколько противоречивы, согласно одним авторам число их равно 152 (Кремер, 1960), по другим — 187 (Говоруха, 1969), а по последним, неопубликованным данным, даже в пределах 250. Большинство островов


о. Рудольфа
о. Салисбюри
о. Земля Александры
о. Хейса
о. Альджер
о. Скотт-Кельти
о. Гукера
о. Мак-Клинтока
о. Бель
о. Нортбрук
о. Аагад
1
2

постоянно покрыто ледниками, общая площадь ледового покрытия около 90% всей территории; для морских акваторий и проливов также характерно, что льды в них в значительной степени сохраняются и летом.

Архипелаг находится в арктическом поясе атлантической климатической области в зоне морского арктического климата (Алисов и др., 1952; Физико-географ. атлас мира, 1964; Прик, 1971). Климат здесь очень суровый, зимой с морозами — 20—30°, нередко до —40° и даже —50°; летом только в течение 2 месяцев удерживается температура около 1—2°. Влажность воздуха достигает 80—90%. Ветры нередко дуют со скоростью 40 м/сек. На суровость климата большое влияние оказывают льды материка и морских акваторий и циклоническая деятельность.

Бóльшая часть архипелага представляет собою возвышенные острова—плато с террасированными склонами. Выделяются два основных типа ландшафта: 1) пустынно-арктические ледниковые ландшафты, занимающие бóльшую часть территории, и 2) пустынно-арктические ландшафты свободной ото льда суши; почвы арктического типа, с очень малым количеством гумуса, около 3% (Михайлов и Говоруха, 1962). Пространства, свободные ото льда, в основном представляют собою выходы коренных пород и покрыты базальтовыми глыбами, валунами и щебнем; изредка встречаются острова с песчаным покрытием (см. рисунок).

Растительность чрезвычайно редкая и скудная, не образует сплошного покрова, а встречается в виде пятен и полос, приуроченных к местам накопления гумуса — по трещинам усыхания в полигональной полярной пустыне, у основания скал, валунов, в углублениях между камнями, в защищенных местах микрорельефа. Ведущая роль в растительном покрове принадлежит синузиям накипных лишайников (51% общей массы растений), затем идут мхи и последнее место занимают цветковые растения. Однако огромные пространства остаются безжизненными (Александрова, 1950, 1969, 1971).

Архипелаг Земля Франца-Иосифа был открыт в 1873 г. экспедицией Пайера и Вейпрехта. Начиная с этого времени, он неоднократно посещался научными экспедициями, изучавшими данные о природе этой северной территории. Большинство ботанических исследований касалось флоры цветковых растений.

Первые печатные сведения о мхах архипелага относятся к 1896 г. и принадлежат Фишеру (Fischer). В 1894 г. он посетил архипелаг и собрал несколько мхов и один печеночник — *Marchantia polymorpha* L.

Следующее сообщение было сделано И. В. Палибиным в 1903 г. На о-вах Нортбрук и Гохштеттера им собраны 16 мхов, среди которых был один печеночник — *Marchantia polymorpha* var. *alpestris* Nees.

Маттироло (Mattirolo, 1903) указал 10 мхов и один печеночник без названия, собранные на о-вах Нортбрук и Рудольфа.

Л. И. Савич (1932) определила печеночник *Cesia corallioides* (Nees) Carr., привезенный И. М. Ивановым с о. Гукера в 1929 г.

Наиболее крупная работа опубликована Л. И. Савич в 1936 г. по материалам, полученным от В. П. Савича. Им были обследованы многие острова архипелага, но печеночники содержались только в сборах с о-вов Альджер, Гукера, Нортбрук, Скотт-Кельти, Мак-Клинтока. Общий список содержит 95 видов мхов и 7 видов печеночников: *Marchantia polymorpha* var. *alpestris* Nees, *Cesia corallioides* (Nees) Carr., *Sphenolobus minutus* (Crantz) Steph., *Lophozia quinquedentata* var. *tenera* Arn. et C. Jens., *Cephaloziella divaricata* var. *incurva* Lindb., *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum., *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis.

В 1940 г. Штормер (Størmer) дал список из 28 видов мхов и 2 видов печеночников: *Marchantia polymorpha* var. *alpestris* Nees и *Tritomaria quinquedentata* var. *tenera* Arn. et C. Jens. для о-вов Земля Александры и Нортбрук, по сборам 1930 года участников норвежской экспедиции Лида и Хансена.

По мере обработки и изучения коллекций с архипелага были написаны работы о морфологических особенностях печеночных мхов в условиях

ТАБЛИЦА 1

Список 48 таксонов печеночных мхов, обнаруженных на о-вах Земли Франца-Иосифа, с указанием количества собранных образцов

Таксон	Земля Александры	Аагад	Альджер	Бель	Гукера	Мак-Клинтока	Нортбрук	Рудольфа	Скотт-Кельти	Солсбюри	Хейса	Повторность нахождения таксонов
Anthelia juratzkana (Lmpr.) Trev.	—	—	10	—	5	—	1	1	1	—	1	19
A. iuratzkana var. *elata* Schiffn.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Blepharostoma trichophyllum (L.) Dum. var. *brevirete* Bryhn et Kaal.	9	—	—	—	9	—	2	—	2	—	—	22
Cephaloziella arctica Bryhn et Kaal.	64	1	11	7	45	2	6	13	19	2	10	180
C. arctica var. *alpina* (Douin) Schust.	40	—	5	3	26	—	2	8	9	1	—	94
C. arctica var. *kaalaasi* Douin	8	—	—	—	7	1	1	1	3	—	—	21
C. biloba (Spruse) K. Müll.	—	—	—	—	9	—	3	—	—	—	—	12
C. pearsonii (Spruse) Douin	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2
C. subdentata Warnst.	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	2
Cephalozia pleniceps (Aust.) Lindb.	—	—	3	—	1	—	—	—	—	—	—	4
Chandonanthus setiformis (Ehrh.) Lindb.	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2
Ch. setiformis var. *alpina* (Hook.) Kaal.	—	—	—	—	1	—	—	2	—	—	—	3
Gymnocolea acutiloba (Schiffn.) K. Müll.	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	2
Gymnomitrium concinnatum Corda	3	—	4	—	3	—	—	1	—	—	—	11
G. concinnatum var. *ambigua* Kaal.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
G. concinnatum var. *intermedium* Limpr.	5	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	7
G. corallioides Nees	1	—	3	—	13	—	—	—	—	—	—	17
G. obtusum (Lindb.) Pears.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Lophozia alpestris (Schleich.) Evans	5	—	—	—	15	—	2	—	3	3	—	28
L. alpestris var. *gelida* (Tayl.) Macv.	10	—	—	—	3	—	—	1	—	—	—	14
L. alpestris subsp. *polaris* Schust.	1	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	4
L. collaris (Nees) Schust.	1	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	4
L. excisa (Dicks) Dum.	8	—	—	—	2	—	—	1	1	—	—	12
L. excisa var. *grandiretis* S. Arn.	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8
L. gilmanii (Aust.) Schust. var. *ciliolata* Schust.	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2
L. grandiretis (Lindb.) Schiffn.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Таксон	Земля Александры	Аагад	Альджер	Бель	Гукера	Мак-Клинтока	Нортбрук	Рудольфа	Скотт-Кельти	Салисбюри	Хейса	Повторность нахождения таксонов
L. grandiretis var. *parviretis* Schust.	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1
L. heterocolpas (Thed.) Howe var. *harpanthoides* (Bryhn et Kaal.) Schust.	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1
L. obtusa (Lindb.) Evans	1	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	3
Marchantia polymorpha L. var. *alpestris* Nees	—	—	—	—	—	3	7	—	1	—	—	11
Odontoschisma macounii (Aust.) Underw.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2
Orthocaulis elongatus (Lindb.) Evans	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
O. kunzeanus (Hüben.) Buch	1	—	—	—	10	—	—	1	—	—	—	12
O. kunzeanus var. *plicata* (Hartm.) Lindb.	3	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—	9
O. quadrilobus (Lindb.) Buch	1	—	—	—	1	—	—	1	—	—	1	4
O. quadrilobus var. *glareosa* (Jørg.) Jørg.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2
Plagiochila arctica Bryhn et Kaal.	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—
Scapania calcicola (Arn. et Perss.) Ingham	35	—	2	5	8	—	1	2	6	—	2	61
S. gymnostomophila Kaal.	5	—	—	—	2	—	—	—	1	—	—	8
S. lingulata Buch	4	—	3	—	4	—	—	4	—	—	—	15
S. nemorosa Dum.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Sphenolobus minutus (Crantz) Steph.	23	—	1	—	7	—	—	9	2	—	1	43
S. minutus var. *grandis* (Lindb.) S. Arn.	4	—	—	—	5	—	—	1	—	—	—	10
Solenostoma pumilum (With.) K. Müll. subsp. *polaris* (Berggr.) Schust.	6	—	—	—	8	—	—	—	—	1	—	15
S. pumilum subsp. *polaris* f. *cavifolius* (Schust.) Schust.	10	—	—	—	11	—	—	1	4	—	2	28
Tritomaria heterophylla Schust.	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
T. scitula (Tayl.) Jørg.	13	—	2	—	12	—	2	9	5	—	—	43
T. scitula var. *spinosa* Herzog	5	1	—	—	2	—	1	4	—	—	3	16
Общая повторность нахождения таксонов	288	2	43	15	239	3	21	66	60	7	20	746
Общее количество таксонов	35	2	10	3	35	2	11	22	16	4	7	

высокоширотной Арктики, о новом для СССР виде *Orthocaulis elongatus* (Lindb.) Evans, а также списки печеночников с разных островов — Земли Александры, Гукера, Рудольфа, Салисбюри, Хейса (Ладыженская и Жукова, 1971, 1972а, 1972б; Жукова, 1972).

Коллекция растений архипелага в Гербарии Ботанического института (БИН) АН СССР пополнялась в течение длительного времени; часто в сборах принимали участие не только ботаники. Изученная нами коллекция печеночных мхов составлена из материалов И. В. Палибина (о. Нортбрук, 1901 г.), В. Ю. Визе (1914 г.), И. М. Иванова (о-ва Гукера, Рудольфа, 1929 г.), В. П. Савича (о-ва Аагад, Альджер, Бель, Гукера, Мак-Клинтока, Скотт-Кельти, Нортбрук, 1930 г.), П. В. Рябова (о. Рудольфа, 1949 г.), Л. С. Говорухи (о-ва Гукера, Хейса, 1957 г.), В. Д. Александровой (о. Земля Александры, 1959 г.), Г. Г. Шухтиной (о. Хейса, Гукера, Салисбюри, 1970 г.), Г. М. Федоровой (о. Рудольфа, 1971 г.).

«Сбор печеночных мхов очень труден из-за мелких размеров и малого количества растений и требует определенного навыка и умения» (Schuster, 1959), поэтому сборы их обычно носили случайный характер. В преобладающем большинстве случаев они собраны вместе с мхами, лишайниками, грибами и цветковыми растениями и это существенно затрудняло работу, чистые же образцы печеночников встречаются в коллекции в небольшом количестве только в сборах В. Д. Александровой и В. П. Савича.

Для нашей работы мы пользовались гербарием высших растений БИНа, гербариями споровых растений БИНа и Ленинградского университета, личными сборами В. Д. Александровой, Г. Г. Шухтиной, П. В. Рябова, Г. М. Федоровой. Всего было просмотрено более 2000 образцов высших растений, мхов, лишайников, грибов, из них отобраны 400 образцов с печеночными мхами.

При составлении флористического списка за основу взят труд К. Мюллера (Müller, 1951—1957), наиболее полно охватывающий европейскую флору, включая высокогорные и арктические виды печеночников. В ходе обработки материала использованы многие другие литературные источники (Buch, 1932; Frye et Clark, 1937—1947; Arnell, 1956; Schuster, 1969).

Настоящая статья является итогом обработки коллекции, выделенной из сборов на 11 островах архипелага; составлен список, включающий 33 вида и 20 разновидностей. В табл. 1 для каждого таксона приводится повторность нахождения в местах сбора, в итогах даны те же сведения для всего архипелага в целом и по каждому острову отдельно и число таксонов с каждого острова.

Систематическая принадлежность таксонов указана в табл. 2.

Флора Арктической области, по определению А. И. Толмачева (1970б), характеризуется относительной бедностью видового состава растений. Это, по его мнению, определяется крайними условиями существования, а возможность приспособиться к суровым условиям присуща представителям более или менее ограниченного числа семейств. Чем беднее флора, тем меньшее число семейств содержит половину ее видового состава.

ТАБЛИЦА 2

Таксономический состав флоры печеночных мхов Земли Франца-Иосифа

Порядок	Число			
	семейство	родов	видов	разновидностей
Marchantiales	1	1	(1)	1
Jungermanniales . . .	10	15	28 (4)	19
Всего	11	16	33	20

Примечание. В скобках число видов, типовые разновидности которых не обнаружены в архипелаге.

Флору печеночников Земли Франца-Иосифа составляют 11 семейств: phoziaceae — 15 видов (43.4%), *Scapaniac.ae* и *Cephaloziellaceae* — по ида (по 13%), *Marsupellaceae* — 3 вида (10%) и сем. *Blepharostomaceae*, *grobiellaceae*, *Cephaloziaceae*, *Jungermanniaceae*, *Plagiochilaceae*, *Odonto- ismaceae* и *Marchantiaceae* — по 1 виду в каждом (по 3%). К числу ущих семейств относятся: *Lophoziaceae*, *Scapaniaceae*, *Cephaloziellaceae* *Marsupellaceae*, составляющие более 80% видового состава флоры. м. *Lophoziaceae* представлено и наибольшим числом родов: *Lophozia* — идов и 6 разновидностей, *Orthocaulis* — 3 вида и 2 разновидности, *tomaria* — 2 вида и 1 разновидность, *Chandonanthus* и *Sphenolobus* — 1 виду и 1 разновидности, и род *Gymnocolea* — 1 вид. К этому семейству надлежат 24 видовых и внутривидовых таксона, половина всего количе- тва видового состава флоры печеночников архипелага.

Богатство или бедность флоры определяются количественными пока- елями видов и непосредственно связаны с географическими законо- ностями, наиболее существенной из которых следует считать увели- ие числа видов с севера на юг. У А. И. Толмачева (1970а) проанализи- ано это явление применительно к флоре цветковых растений. Увели- ие числа видов с севера на юг:

ля Франца-Иосифа, 80° 30′ с. ш. — 30 видов
в Адмиралтейства, 75° с. ш. — 105 видов
точкин Шар, между 73—74° с. ш. — 120 видов
хта Варнека, 68° с. ш. — 208 видов
рестности г. Воркуты, 67° с. ш. — 274 вида.

я печеночников можно привести сходные данные:

ля Франца-Иосифа, 80—82° с. ш. — 33 вида
вая Земля, 73° с. ш. — 55 видов
льский полуостров, 66—70° с. ш. — 100 видов
релия, 60—66° с. ш. — 126 видов.

Необходимым условием для выявления особенностей флоры является внение ее с другими флорами (Юрцев, 1969; Толмачев, 1970б). Для й цели использованы списки печеночников нескольких арктических р, начиная с 80—82° с. ш.: Шпицбергена (Berggren, 1875), Земли Элс- а (Schuster, 1959), Земли Пири, Гренландия (Arnell, 1960) и Швеции, нляндии, Кольского полуострова, Карелии и Новой Земли (Arnell, 7, 1956). Первые три флоры интересны своим высокоширотным геогра- еским положением; Новая Земля — как островная флора; Сканди- ские страны, а также Кольский полуостров и Карелия как более ные, но расположенные в том же секторе Арктики и достаточно полно ристически изученные. В табл. 3 даны числа таксономических единиц вниваемых флор.

ТАБЛИЦА 3

Количественная характеристика таксономических единиц флоры печеночников Земли Франца-Иосифа и сравниваемых флор других районов

Район	Число			
	порядков	семейств	родов	видов
ія Франца-Иосифа, 80—° с. ш.	2	11	16	33
ія Элсмира, 82° с. ш.	2	15	20	40
ія Пири, Гренландия, 82° с. ш.	2	12	16	23
іцберген, 80° с. ш.	2	9	16	20
ія Земля, 71—73° с. ш.	2	14	26	53
ьский полуостров, 60—66° с. ш.	2	23	45	101
елия, 66—76° с. ш.	2	30	52	126
ляндия, 60—70° с. ш.	2	32	61	183
ция, 60—70° с. ш.	2	32	62	207

При сравнении флоры печеночных мхов Земли Франца-Иосифа с флорами Земли Элсмира, Гренландии и Шпицбергена наблюдается большое сходство в составе их семейств (табл. 4).

ТАБЛИЦА 4

Характеристика семейств, составляющих флоры арктических районов

Семейство	Земля Франца-Иосифа			Земля Элсмира			Гренландия			Шпицберген		
	р	в	рз	р	в	рз	р	в	рз	р	в	рз
Cleveaceae . . .	—	—	—	2	2	—	1	1	—	—	—	—
Marchantiaceae . .	1	(1)	1	1	1	—	—	—	—	1	1	—
Aneuraceae . . .	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Dilaenaceae . . .	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Ptilidiaceae . . .	—	—	—	1	1	—	1	1	—	1	1	—
Blepharostomaceae	1	(1)	1	1	(1)	1	1	(1)	1	(1)	1	—
Hygrobiellaceae . .	1	1	1	1	1	—	1	1	—	2	2	—
Lophoziaceae . . .	6	15	11	4	18	6	4	9	2	5	7	2
Marsupellaceae . .	1	3	2	2	3	—	1	2	—	2	3	—
Jungermanniaceae	1	(1)	2	1	2	1	2	2	—	—	—	—
Southbyaceae . .	—	—	—	1	1	—	1	1	—	—	—	—
Plagiochilaceae . .	1	1	—	1	1	1	—	—	—	(1)	—	1
Scapaniaceae . .	1	4	—	1	4	—	1	2	—	2	4	2
Cephaloziellaceae. .	1	4	2	1	3	—	1	2	—	1	1	1
Cephaloziaceae . .	1	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—
Odontoschismaceae .	1	1	—	1	1	—	1	1	—	—	—	—
Всего . .	16	33	20	20	41	9	16	24	3	16	20	6

Примечание. р — количество родов, в — количество видов, рз — количество разновидностей.

Анализ данных этой таблицы позволяет установить, что среди 6 семейств, общих для всех флор, по числу видов преобладают *Lophoziaceae*, *Scapaniaceae*, *Cephaloziellaceae*, *Marsupellaceae*, т. е. те же семейства, которые характерны и для Земли Франца-Иосифа. Количество видов, принадлежащих к этим семействам, составляет в среднем 72% видового состава каждой флоры. Сравнение флористических списков печеночников архипелага и других арктических районов обнаруживает наряду со сходством и различие между ними. Общий список состоит из 71 вида и 30 разновидностей, из них 4 таксона — общие для всех 4 районов (*Gymnomitrium concinnatum*, *G. corallioides*, *Lophozia alpestris*, *Sphenolobus minutus*), 7 таксонов — общие для 3 районов (*Anthelia juratzkana*, *Blepharostoma trichophyllum* var. *brevirete*, *Cephaloziella arctica*, *Lophozia hetrocolpas* var. *harpanthoides*, *Odontoschisma macounii*, *Orthocaulis kunzeanus*, *O. quadrilobus*), 9 таксонов общие для 2 районов (*Orthocaulis kunzeanus* var. *plicata*, *Plagiochila arctica*, *Scapania calcicola*, *S. gymnostomophila*, *S. nemorosa*, *Solenostoma pumilum*, *Tritomaria heterophylla*, *Chandonanthus setiformis*, *Lophozia excisa*). 20 таксонов печеночников Земли Франца-Иосифа чаще или реже встречаются во флорах арктических районов (20% общности состава флор). 11 видов и 18 разновидностей отмечены только на Земле Франца-Иосифа и не встречены во флорах других арктических районов. К ним относятся: *Cephalozia pleniceps*, *Cephaloziella biloba*, *C. pearsonii*, *C. subdentata*, *Gymnocolea acutiloba*, *Gymnomitrium obtusum*, *Lophozia collaris*, *L. grandiretis*, *L. obtusa*, *Orthocaulis elongatus*, *Scapania lingulata*.

На Земле Элсмира, район Алерта (82° с. ш.) флора печеночников оказалась наиболее изученной и состоит из 40 видов и 9 разновидностей. Из них 16 таксонов — общие с Землей Франца-Иосифа, что составляет около 33% флористического состава для данного района. Из этих общих таксонов такие виды, как *Scapania gymnostomophila*, *Plagiochila arctica*, *Tritomaria heterophylla*, встречены только на Земле Элсмира и на Земле

Франца-Иосифа, а остальные таксоны характерны для трех или даже четырех арктических районов. Находясь на одной широте с архипелагом Земля Франца-Иосифа, район Алерта отличается несколько иными условиями климата и растительностью, что сказывается на количестве и на разнообразии видового состава. Здесь собрано 5 видов слоевцовых печеночников, *Clevea hialina*, *Preisia quadrata*, *Riccardia pinguis*, *Sauteria alpina*, *Moerchia flotowiana*, тогда как на архипелаге отмечен только 1 таксон — *Marchantia polymorpha* var. *alpestris*.

Как уже отмечалось не раз, мохообразные, в том числе и печеночные мхи, имеют более широкие области распространения, чем цветковые растения (Herzog, 1926). Очень трудно выделить печеночники, ограниченные в своем распространении высокоширотной Арктикой. Значительная часть произрастающих здесь видов встречается также и в горах, многие — в тундре, а некоторые заходят и в бореальные районы. Для того чтобы проследить, как часто арктические виды встречаются в более умеренных широтах, какие общие семейства и роды имеются в разных широтных флорах — нами проведено сравнение списков печеночников Новой Земли, Кольского полуострова, Карелии, Финляндии и Швеции со списком печеночников Земли Франца-Иосифа. Основные числовые показатели этих флор приведены в табл. 4. Наиболее близка в количественном отношении к флоре Земли Франца-Иосифа флора южного острова Новой Земли. Сравнение перечисленных флор показывает, что флора Земли Франца-Иосифа, самая бедная по числу видов, обнаруживает определенные черты сходства с другими сравниваемыми флорами. Во всех флорах наиболее богатыми в видовом отношении являются те же 2 семейства (*Lophoziaceae* и *Scapaniaceae*), которые по числу родов и видов во всех случаях занимают первые места. Виды, принадлежащие к ведущим семействам, составляют более 50% видового состава каждой флоры, а роды — более третьей части родов, входящих в состав флоры.

В табл. 5 показано, какие места занимают семейства печеночников Земли Франца-Иосифа в других флорах; кроме того, в ней приведены данные относительно числа видов и процентного участия каждого семейства в составе приведенных флор. Во всех флорах сем. *Lophoziaceae* и *Scapaniaceae* занимают первое и второе места с заметным преобладанием в числе

ТАБЛИЦА 5

Место семейств, составляющих флору печеночников Земли Франца-Иосифа в других флорах

Семейство	Земля Франца-Иосифа			Новая Земля			Кольский полуостров			Карелия			Финляндия			Швеция		
	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в	а	б	в
Lophoziaceae	1	15	46	1	17	32	1	28	27	1	29	20	1	32	16	1	46	22
Scapaniaceae	2	4	12	2	13	24	2	13	12	2	18	14	2	25	13	2	28	13
Cephaloziellaceae	3	4	12	—	—	—	9—10	2	2	7—9	2	1	6	6	3	6	9	4
Marsupellaceae	4	3	9	5—7	2	3	5	8	8	7—9	2	1	4—5	11	5	4—5	15	7
Jungermanniaceae	5	1	3	3—4	3	5	3—4	9	9	3	9	7	3	15	7	3	21	10
Cephaloziaceae	6	1	3	3—4	3	5	3—4	9	9	4	7	5	4—5	11	5	4—5	15	7
Hygrobiellaceae	7	1	3	5—7	2	3	6	4	4	—	—	—	7—9	4	2	7—8	4	2
Odontoschismaceae	8	1	3	8—9	1	2	9—10	2	2	7—9	2	1	10	3	1	9—10	3	1
Plagiochilaceae	9	1	3	—	—	—	7—8	3	3	5—6	3	2	7—9	4	2	9—10	3	1
Blepharostomaceae	10	1	3	8—9	1	2	11	1	1	10	1	0.7	11	1	0.5	11	1	0.4
Marchantiaceae	11	1	3	5—7	2	3	7—8	3	3	5—6	3	2	7—9	4	2	7—8	4	2
Суммарное число видов в четырех ведущих семействах	26 (79%)			36 (66%)			59 (57%)			63 (46%)			83 (41%)			110 (52%)		

Примечание. а — порядковый номер семейства в ряду убывания числа видов в данной флоре, б — количество видов в семействе, в — процентное содержание видов данного семейства во флоре.

видов и соответственно с наиболее высоким процентом участия этих видов во флорах. Что же касается *Cephaloziellaceae* и *Marsupellaceae*, занимающих ведущее положение во флоре архипелага, то они уступают свои позиции, в частности первое из них переходит на 6-е—10-е места, а второе — на 5-е и 9-е. В число ведущих семейств в других флорах выдвигаются такие, как *Jungermanniaceae* и *Cephaloziaceae*.

Как видно из итогов табл. 5, суммарная численность видов 4 ведущих семейств и соответственно процентное ее выражение составляют в среднем более половины видового состава флоры каждого из этих районов (табл. 5).

Наблюдается, с одной стороны, общая географическая закономерность увеличения числа видов в семействах с севера на юг, а, с другой стороны, процентное выражение числа видов в 4 семействах падает с севера на юг (хотя и остается в пределах или даже немного более половины всего видового состава).

В итоге сравнения различных флор составим по основным показателям пропорции этих флор. При этом в качестве основных показателей нами используются общее число семейств, родов и видов флоры и среднее число родов и видов в одном семействе (табл. 6). За единицу в пропорции принимается число семейств флоры, вторая и третья цифры соответственно представляют среднее число родов и видов в одном семействе.

Все показатели пропорций довольно близки между собой и указывают на сравнительную бедность флор, подтверждая, однако, общую географическую закономерность: увеличение числа родов и видов в одном семействе по мере перемещения с севера на юг.

Встречаемость видов, растущих на Земле Франца-Иосифа, в перечисленных выше флорах значительна (табл. 7). Сравнение флористических списков проведено на уровне видовых таксонов, так как в большинстве случаев определение в других флорах ограничивалось только видом. Таблица довольно наглядно отражает общность видового состава. В ряде случаев виды встречаются повсеместно, от высокоширотной Арктики до бореальной зоны включительно. Это — *Sphenolobus minutus*, *Orthocaulis kunzeanus*, *O. quadrilobus*, *Blepharostoma trichophyllum*. Многие виды растут почти во всех сравниваемых районах. Однако некоторые виды в указанных выше районах очень редки, например *Lophozia grandiretis*, *Tritomaria heterophylla*, *Gymnocolea acutiloba*, *Orthocaulis elongatus*

ТАБЛИЦА 6

Характеристика флор печеночных мхов разных районов по некоторым показателям

Показатели флор	Земля Франца-Иосифа	Земля Элсмира	Гренландия	Шпицберген	Новая Земля	Кольский полуостров	Карелия	Швеция	Финляндия
Число семейств	11	15	12	9	14	23	30	32	32
Число родов	16	20	16	16	26	45	52	61	62
Число видов	33	40	23	20	53	101	126	182	207
Среднее число родов в одном семействе	1.4	1.3	1.3	1.7	1.9	1.9	1.7	1.9	1.9
Среднее число видов в одном семействе	3.3	2.6	1.9	2.2	3.7	4.3	4.0	5.6	6.4
Пропорции флоры	1 : 1.4 : 3.4	1 : 1.3 : 2.6	1 : 1.3 : 1.9	1 : 1.7 : 2.2	1 : 1.9 : 3.7	1 : 1.9 : 4.3	1 : 1.7 : 4.0	1 : 1.9 : 5.6	1 : 1.9 : 6.4

ТАБЛИЦА 7

Встречаемость видов печеночных мхов Земли Франца-Иосифа в других флорах

Вид	Новая Земля	Кольский полуостров	Карелия	Финляндия	Швеция	Земля Элсмира	Гренландия	Шпицберген
Anthèlia juratzkana	+	+	—	+	+	+	+	—
Blepharostoma trichophyllum	—	+	+	+	+	+	+	+
Cephaloziella arctica	+	+	—	+	+	+	+	—
C. biloba	—	—	—	—	—	—	—	—
C. subdentata	+	—	—	+	+	—	—	—
C. pearsonii	—	—	—	—	—	—	—	—
Cephalozia pleniceps	—	+	+	+	+	—	—	—
Gymnocolea acutiloba	—	—	—	—	+	—	—	—
Gymnomitrium concinnatum	+	+	—	+	+	+	+	+
G. corallioides	—	+	—	+	+	+	+	+
G. obtusum	—	—	+	+	+	—	—	—
Chandonanthus setiformis	+	+	+	+	+	—	—	+
Lophozia alpestris	+	+	+	+	+	+	+	+
L. excisa	+	—	+	+	+	+	—	—
L. collaris	—	+	+	+	+	—	—	—
L. gillmanii	+	—	+	+	+	—	—	—
L. heterocolpas	+	+	+	+	+	+	+	—
L. obtusa	—	+	+	+	+	—	—	—
L. grandiretis	—	—	—	+	+	—	—	—
Marchantia polymorpha	—	+	+	+	+	—	—	—
Orthocaulis elongatus	—	—	—	—	+	—	—	—
O. kunzeanus	+	+	+	+	+	+	+	+
O. quadrilobus	+	+	—	+	+	+	+	+
Odontoschisma macounii	+	+	—	+	+	+	+	+
Plagiochila arctica	—	—	—	—	—	+	—	—
Scapania calcicola	—	—	+	+	+	—	+	—
S. gymnostomophila	—	+	+	+	+	+	+	—
S. lingulata	+	+	+	+	+	—	—	—
S. nemorosa	—	—	+	+	+	—	—	—
Sphenolobus minutus	+	+	+	+	+	+	+	+
Tritomaria heterophylla	—	—	—	—	—	+	—	—
T. scitula	+	+	—	+	+	—	—	—
Solenostoma pumilum	—	+	+	+	+	+	—	—
Количество видов Земли Франца-Иосифа, встреченных в каждом из указанных районов	15	20	18	27	29	16	13	9

Plagiochila arctica и *Cephaloziella biloba*. Такой вид, как *Cephaloziella pearsonii* не найден пока нигде на севере, кроме Земли Франца-Иосифа.

Интересно воспользоваться для сравнения данными о флоре печеночников Удмуртской АССР (Ложкина, 1971). В этом списке представлены 3 порядка, 20 семейств, 20 родов и 44 вида. 8 семейств являются общими с флорой Земли Франца-Иосифа, причем к ведущим относятся сем. *Lophoziaceae*, *Cephaloziaceae* и *Scapaniaceae*. Однако общим для Удмуртии и архипелага оказался только 1 вид *Cephalozia pleniceps*, а 2 других — *Marchantia polymorpha* и *Blepharostoma trichophyllum*, на архипелаге представлены другими разновидностями; таким образом, флоры по видовому составу совершенно различны (3.8% общности).

Подводя итог, следует отметить, что флора печеночников Земли Франца-Иосифа весьма бедная и представлена всего 33 видами (48 видовыми и внутривидовыми таксонами), относящимися к 2 порядкам, 11 семействам и 16 родам. Своеобразие флоры этого района проявляется главным образом в особенностях ее внутривидового состава, а также, и в основном, в эколого-морфологических особенностях, свойственных печеночникам высоких широт (размеры растений, окраска, величина клеток и форма угловых утолщений оболочки, стерильность растений, и т. д.). В составе флоры первые места занимают 4 ведущих семейства, которые содержат почти 80% всего видового состава. Сравнение с флорами других районов арктических и умеренных широт позволило выявить значительную общность семейств и определенное сходство в видовом составе. Несмотря на островной характер флоры, эндемов в ее составе не обнаружено. Большинство видов широко распространено в Арктике, многие заходят в бореальную зону, однако некоторые виды являются очень редкими и впервые упоминаются для Советского Союза: из 48 таксонов 41 впервые указан для архипелага Земля Франца-Иосифа, а 19 — для Советского Союза.

Я приношу глубокую благодарность К. И. Ладыженской за советы и помощь в работе. Я также искренне признательна О. В. Ребристой и И. И. Абрамову за ценные замечания при оформлении работы.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1950). О содержании понятия «Полярная пустыня» как тип растительности. Природа, 9. — Александрова В. Д. (1969). Надземная и подземная масса растительности полярных пустынь острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Пробл. бот., II. — Александрова В. Д. (1971). Принципы зонального деления растительности Арктики. Бот. ж., 56, 1. — Алисов Б. И., И. А. Берлин, В. М. Михель. (1952). Курс климатологии, 3. — Говоруха Л. С. (1969). Ландшафтно-географическая характеристика Земли Франца-Иосифа. Пробл. полярной геогр. 285. — Жукова А. Л. (1972). К флоре печеночных мхов островов Хейса, Салисбюри и Гукера (Земля Франца-Иосифа). Новост. сист. низш. раст., 9. — Короткевич Е. С. (1967). Полярные пустыни. Информ. бюлл. Сов. Антаркт. экспедиции, 65. — Короткевич Е. С. (1970). Полярные пустыни Арктики и Антарктики. Автореферат докт. дисс. — Кремер Б. А. (1960). Общая площадь и число островов Земли Франца-Иосифа. Пробл. Аркт. и Антаркт., 2. — Ладыженская К. И. и А. Л. Жукова. (1971). Эколого-морфологические особенности печеночных мхов в условиях высокоширотной Арктики. Экология, 3. — Ладыженская К. И. и А. Л. Жукова. (1972а). Печеночные мхи острова Земля Александры. Бот. ж. 3. — Ладыженская. К. И. и А. Л. Жукова. (1972б). Редкий вид *Orthocaulis elongatus* (Lindb.) Evans впервые во флоре *Hepaticae* СССР. Новости сист. низш. раст., 9. — Ложкина Н. В. (1971). К изучению печеночных мхов Удмуртской АССР. Новости сист. низш. раст., 8. — Михайлов И. С. и Л. С. Говоруха. (1962). Почвы Земли Франца-Иосифа. Вестн. МГУ, 6. — Палибин И. В. (1903). Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном ледовитом океане летом 1901 г. Изв. СПб. бот. сада. — Прик З. М. (1971). Климатическое районирование Арктики. Пробл. физико-геогр. районирования полярных стран. Тр. Аркт. и Антаркт. инст., 304. — Савич Л. И. (1932). Мхи Земли Франца-Иосифа, собранные И. М. Ивановым во время полярной экспедиции 1929 г. на ледокольном пароходе «Г. Седов». Тр. Всесоюзн. Антакт. инст. II. — Савич Л. И. (1936). Мхи архипелага Земля Франца-Иосифа, Северной Земли и о. Визе, собранные В. П. Савичем во время полярной экспедиции 1930 г. на ледоколе «Г. Седов». Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. II, Спор. раст., 3. — Толмачев А. И. (1970а). О некоторых количественных соотношениях во Флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Толмачев А. И. (1970б). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 2. — Физико-геогр. атлас мира. (1964). — Юрцев Б. А. (1969). Флора Сунтар-Хаята. — Arnell S. (1947). Contribution to the knowledge of the Hepatics of Novay Semlya. Svensk Botanisk Tidskrift, 41, 2. — Arnell S. (1956). Illustrated Moss Flora of Fennoscandia, I. *Hepaticae*. — Arnell S. (1960). *Hepaticae* collected by the Pearyland expedition 1947—1950. — Berggren S. (1875). Musci of *Hepaticae* Spetsbergenses. Kongl. Svenska Vetenskaps Akad. Handl., 13, 7. — Buch H. (1932). Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. Systematischer Teil. Commentations biological, 3. — Fischer H. (1896). Some remarks on the flora of Franz Iosef archipelago. Geogr. J., 8, 6. — Frye F. C. et L. O. Clark. (1937—1947). *Hepaticae* of North America, 3. — Herzog H. (1926). Geographie der Moose. — Mattirolo O. (1903). Cryptogamae in Osservazioni scientifiche eseguite durante la spedizione polare di S. A. R. Zuigi Amedo di Savoia, Duca Degli Abruzzi, 1899—1900. — Müller K. (1951—1957). Die Lebermoose Europas. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 6, 1—9. — Schuster R. M. (1959). *Hepaticae*. In «The terrestrial cryptogams of northern Ellesmere Island». Nat. Mus. Canad. bull. 164, biol. ser., 60. — Schuster R. M. (1969). The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America, 2. — Størmer P. (1940). Bryophytes from Franz Ioseph Land and eastern Svalbard. Norges Ishavs Unders Meddel., 47.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 16 X 1972).

УДК 577.35 : 547.979.8 : 581.45 : 582.683.2

Е. Ф. Рыжова

ДЕЙСТВИЕ И ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ СВЕТА НА ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ КСАНТОФИЛЛОВ В ЛИСТЬЯХ *HYDRANGEA HORTENSIS* SMITH

С 5 рисунками

E. F. RYZHOVA. EFFECT AND AFTEREFFECT OF LIGHT ON THE CHANGE OF XANTHOPHYLLS' CONTENTS IN LEAVES OF *HYDRANGEA HORTENSIS* SMITH

Автором изучалось влияние различных условий подготовки проб растительного материала перед опытом (темнота и слабый свет) на изменение содержания каротиноидов во времени и при различной интенсивности света. Делается заключение о необходимости строгого учета условий, предшествующих постановке опытов.

Под действием света в пластидах зеленых растений происходят превращения ксантофиллов (Сапожников и др., 1957; Jamamoto и др., 1962; Hager, 1967). Некоторые из этих превращений известны под названием виолаксантинового цикла. Виолаксантиновый цикл состоит из реакции дезэпоксидации виолаксантина до зеаксантина и обратной реакции — эпоксидации зеаксантина в виолаксантин; в качестве промежуточного продукта в обоих случаях образуется антераксантин.

Детальное изучение световых кривых реакций дезэпоксидации виолаксантина обнаружило существование светового порога, т. е. той интенсивности света, ниже которой не обнаруживается накопления зеаксантина (Сапожников и др., 1971). Анализ кривой, отражающей кинетику дезэпоксидации виолаксантина, позволил отметить существование индукционного периода, предшествующего достижению стационарного уровня реакции (Попова, Рыжова, 1972). Явления индукционного периода и светового порога, возможно, объясняются различными скоростями прямой и обратной реакций виолаксантинового цикла.

Наряду с изменениями содержания пигментов виолаксантинового цикла при слабых интенсивностях света и при коротких экспозициях можно наблюдать также и сдвиги в содержании других ксантофиллов — неоксантина и лютеина (Попова, Рыжова, 1972).

В тех случаях, когда исследование проводится при высокой интенсивности света и в стационарном состоянии, влияние условий, предшествующих постановке опыта, оказывается незначительным; при изучении световых и кинетических кривых эти условия начинают сказываться тем сильнее, чем ниже интенсивность света и короче экспозиция, используемые в опыте.

Из сказанного очевидна необходимость такой постановки опытов, которая позволила бы проследить влияние условий предварительной подготовки объекта на последующие светоиндуцированные превращения ксантофиллов; в настоящей работе приводятся результаты именно такого исследования.

Объект и методика исследования

Объектом исследования было выбрано теневыносливое растение, гортензия *Hydrangea hortensis* Smith, выращиваемое в оранжереях Ботанического института АН СССР; на этом же растении в предыдущих работах были изучены световая зависимость и кинетика превращений ксантофиллов. Различие в предварительной подготовке объекта состояло в том, что часть высечек из листьев гортензии перед опытом помещалась в темноту, а другая часть выставлялась на рассеянный свет — 200 лк; длительность подготовки равнялась 2 часам. Специальные опыты показали, что при 200 лк гортензия уже начинает ассимилировать двуокись углерода.

Подготовленные вышеуказанным образом растения экспонировались в течение различного времени на свету разной интенсивности. Измерение падающего на лист света производилось люксметром. Было изучено действие света интенсивностью в 400, 700, 1000 и 2000 лк в условиях стационарного состояния, т. е. при 20-минутной экспозиции. Изучение изменений содержания ксантофиллов во времени производилось при двух интенсивностях света — 1000 и 3000 лк и при следующих экспозициях: 2, 5, 15, 30, 60, 120 секунд.

По окончании световой экспозиции высечки фиксировались спиртом, охлажденным твердой двуокисью углерода. Ксантофиллы анализировались при помощи метода тонкослойной хроматографии (Корнюшенко, Сапожников. 1969); содержание пигментов выражалось в мкг на г сырого веса листьев.

По разнице между содержанием ксантофиллов в отдельных вариантах до и после экспозиции судили об эффекте реакции.

Результаты исследования

Результаты опытов показаны на рис. 1—4.

Из рис. 1, *А*, видно, что кривые, отражающие изменения содержания виолаксантина во времени в контроле и в опыте довольно сходны; однако следует отметить отставание по фазе колебания на кривых, полученных в предварительно освещенных листьях. Действие различной интенсивности света (рис. 1, *Б*) на предварительно освещенные слабым светом листья обнаруживает сильные различия в ходе кривых изменения содержания виолаксантина, выражающиеся в различной направленности кривых при интенсивности 400 лк.

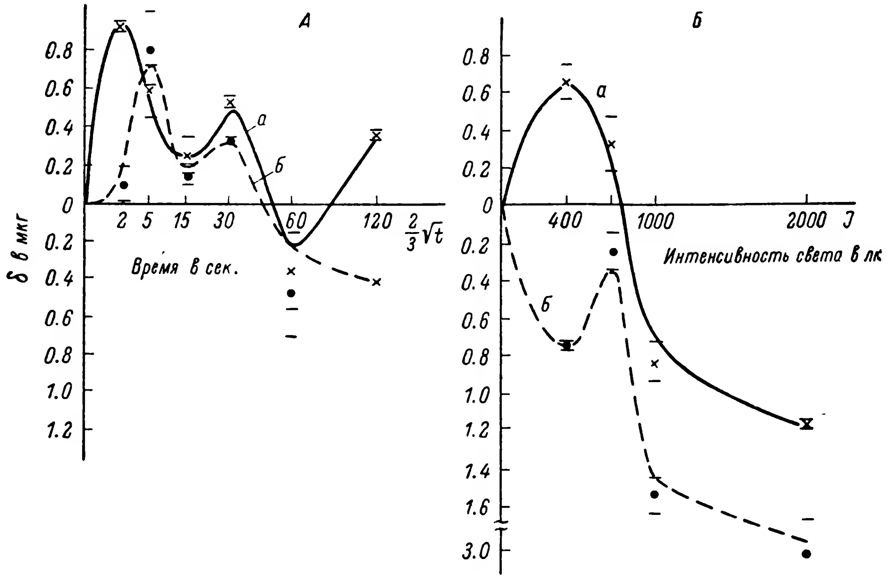


Рис. 1. Превращения виолаксантина в опытах с листьями *Hydrangea hortensis*.

А — изменение содержания каротиноидов во времени; *Б* — изменения содержания каротиноидов при различных интенсивностях света; *а* — предварительная подготовка проб в темноте (контроль); *б* — предварительная подготовка проб на рассеянном свету (опыт).

Далее, на рис. 2 приведены аналогичные кинетические кривые по содержанию лютеина, они сходны по величине дельты в опыте и в контроле, но сдвинуты по фазе. Характер световой кривой лютеина сходен с таковым для виолаксантина; так, после подготовки проб на рассеянном свету отмечается уменьшение содержания пигмента при 400 лк, а после темноты — его увеличение при этой же интенсивности света.

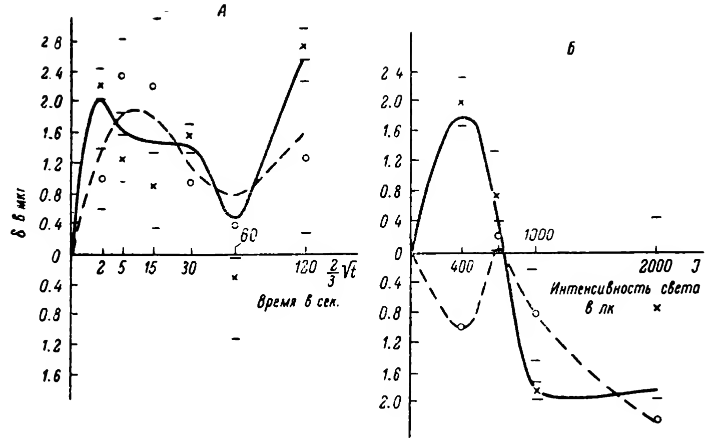


Рис. 2. Превращения лютеина в опытах с листьями *Hydrangea hortensis.*

Обозначения те же, что на рис. 1.

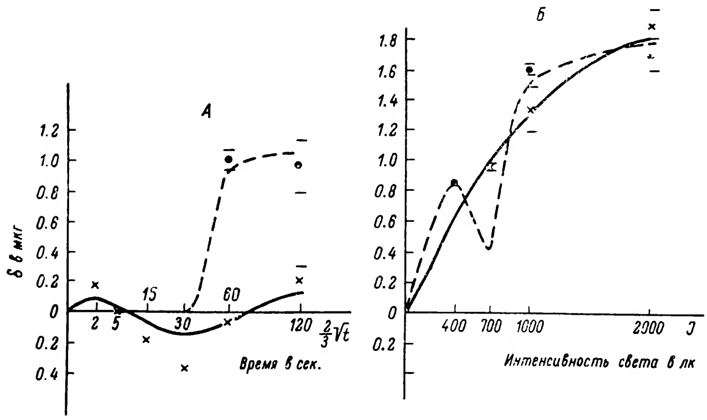


Рис. 3. Превращения зеаксантина в опытах с листьями *Hydrangea hortensis.*

Обозначения те же, что на рис. 1.

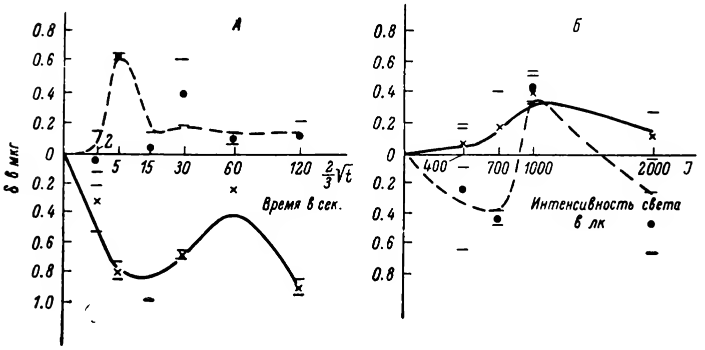


Рис. 4. Превращения неоксантина в опытах с листьями *Hydrangea hortensis.*

Обозначения те же, что на рис. 1.

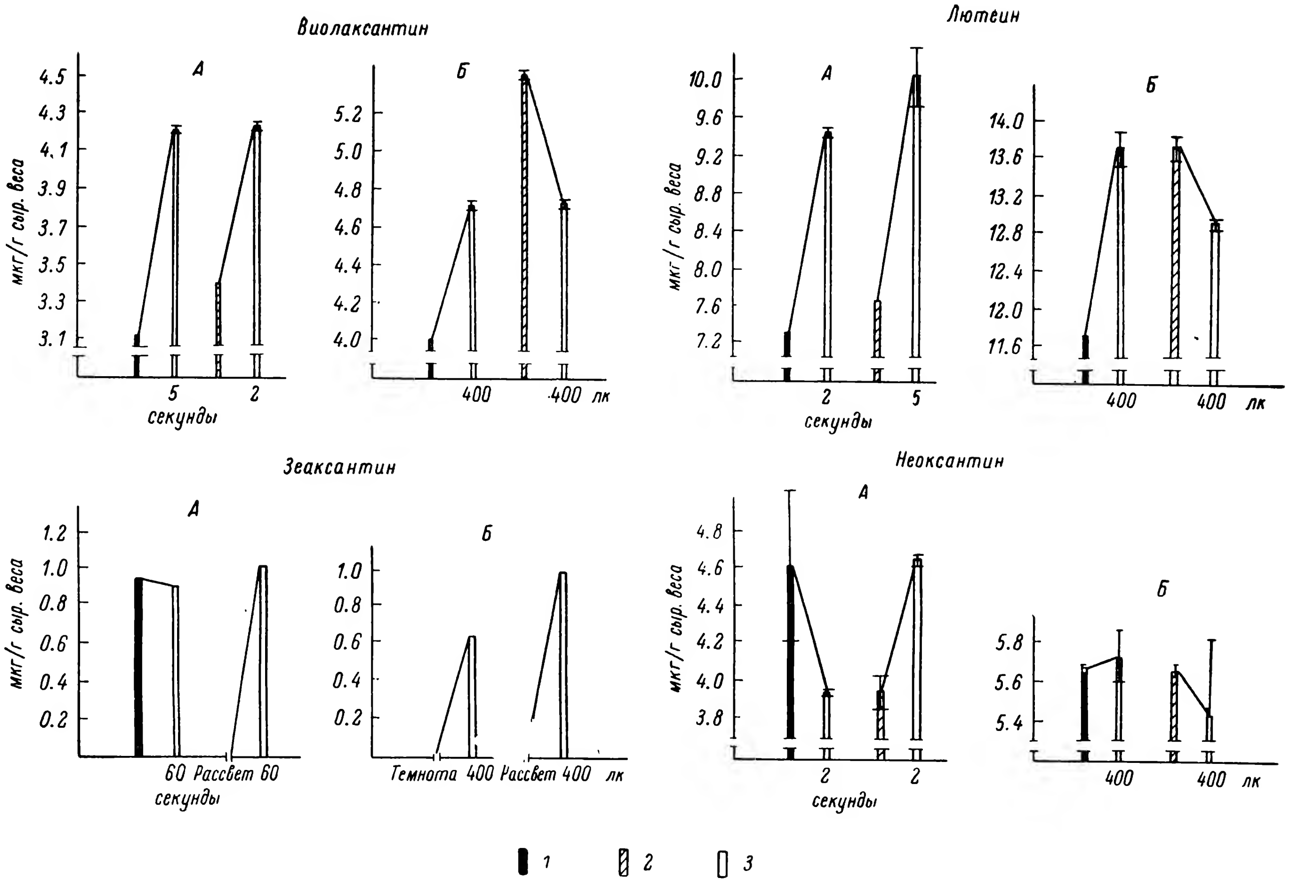


Рис. 5. Абсолютные уровни содержания пигментов в листьях *Hydrangea hortensis.*

А, Б — обозначения те же, что и на рис. 1; *1* — содержание пигментов после выдерживания в темноте; *2* — содержание пигментов после выдерживания на рассеянном свету; *3* — содержание пигментов после освещения опытных и контрольных проб.

Данные по зеаксантину приведены на рис. 3; в листьях, находившихся до опыта в темноте, содержание зеаксантина в испытанном временном интервале не изменяется, в листьях же, предварительно освещенных слабым светом при 1- и 2-минутной экспозициях, наблюдается достоверное увеличение пигмента. Световые кривые изменений содержания зеаксантина совпадают при всех исследованных интенсивностях, за исключением 700 лк, при которой у кривой, отражающей предварительно освещенный вариант, наблюдается снижение этой величины.

На рис. 4 приведены данные по неоксантину; содержание неоксантина при 5-секундной экспозиции на кинетической кривой изменяется в опытном и контрольном вариантах в противоположных направлениях. Что же касается световых кривых, то изменения величины дельты незначительны при испытанных интенсивностях света.

Из приведенных выше данных видно, что наиболее резкие колебания в содержании ксантофиллов в зависимости от предподготовки приходятся на подпороговые интенсивности света и на экспозиции, предшествующие достижению стационарного состояния. Поэтому нам представилось весьма существенным сопоставить абсолютные уровни содержания пигментов в опытном и контрольном вариантах. Данные этого сопоставления приведены в виде диаграмм на рис. 5.

На рисунке показаны максимальные изменения в содержании каждого из пигментов, наблюдаемые на кинетических кривых. Эти изменения в опытных и контрольных вариантах, как было указано выше, могут быть сдвинуты по фазе, поэтому для различных пигментов взяты различные временные точки. На рисунке сопоставлено также содержание пигментов при 400 лк в опытном и контрольном вариантах. Из рисунка видно, что действие света приводит к своеобразному «упорядочению» содержания пигментов — в тех случаях, когда в результате предподготовки содержание данного пигмента к моменту экспозиции оказывается сниженным, действие света приводит к его повышению; и, наоборот, когда содержание пигмента оказывается выше, то действие света приводит к его снижению, в результате чего достигается определенный уровень.

Такое «упорядочение» уровня содержания пигментов происходит за счет светоиндуцированных реакций эпоксидации, а также за счет реакции деэпоксидации, осуществляемой в темноте (Hager, 1967; Jamamoto и др., 1967).

Заключение

Таким образом, на основании данных, изложенных в настоящей статье, становится ясно, какое большое значение имеет при исследовании превращения пигментов знание условий, предшествующих постановке опыта. Особенно большую роль приобретает предподготовка при исследовании изменения содержания каротиноидов при кратковременных экспозициях света, а также при слабых интенсивностях. В работе Зиферманн (Seifermann, 1971), выполненной одновременно с нами, было также показано влияние различных условий предподготовки на кинетику превращения ксантофиллов.

Некоторые из имеющихся в литературе противоречивых данных, касающихся реакций виолаксантинового цикла (Сапожников и др., 1957; Hager, 1967; Корнюшенко, 1971; Jamamoto и др., 1967), обусловлены, по-видимому, различным физиологическим состоянием пластид.

ЛИТЕРАТУРА

Корнюшенко Г. А. (1971). Исследования гетерогенности виолаксантина с помощью физиологической метки. Диссертация. Л. — Корнюшенко Г. А., Д. И. Сапожников. (1969). Методы комплексного изучения фотосинтеза. В сб. Всесоюзного института растениеводства. — Попова И. А., О. Я. Королева. (1970). К вопросу о действии красного и синего света на реакции превращения ксантофиллов. Физиология растений, 17, 3. — Попова И. А., Е. Ф. Рыжова, Д. И. Сапожников. (1971). Некоторые особенности реакции дезэпоксидации виолаксантина. ДАН СССР, 201, 2. — Попова И. А., Е. Ф. Рыжова. (1972). Временна́я зависимость изменений содержания каротиноидов в листьях гортензии при различной интенсивности света. Физиология растений, 19, 2. — Сапожников Д. И., Т. А. Красовская, А. Н. Маевская. (1957). Изменение соотношения основных каротиноидов в пластиде зеленых листьев при действии света. ДАН СССР, 113, 2. — Сапожников Д. И., И. А. Попова, Е. Ф. Рыжова. (1971). К вопросу о существовании светового порога реакции дезэпоксидации виолаксантина. Препринт, Л. — Hager A. (1967). Untersuchungen über die lichtinduzierte reversible Xanthophyllunwandlungen an *Chlorella* and *Spinacia*. Planta, 74, 2. — Jamamoto H. J., T. O. Nakajama, C. O. Chichester. (1962). Studies on the light and dark interconversion of leaf xanthophylls. Arch. Biochem. Biophys., 97, 1. — Jamamoto H. J., J. L. Chang, M. S. Aihara. (1967). Light-induceed interconversion of violaxanthin and zeaxanthin in new-zealand spinach-leaf segments. Biochem. et Biophys. Acta, 141, 342. — Sieferman D. (1971). Über den Zusammenhang von Xanthophyllcyclus und Photosynthese bei *Lemna gibba* L. Dissertation. Tübingen.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 V 1972).

УДК 531.42 : 58 : 582.542.1

А. О. Джалилова

О НАРАСТАНИИ, ОТМИРАНИИ И РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ЗЛАКОВ

A. O. JALILOVA. ON ACCRETION, DYING OFF AND DECOMPOSITION OF PHYTOMASS OF GRASSES

На примере некоторых видов злаков (верховых — *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*; низовых — *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*) показаны ритм развития побегов особи, продолжительность их жизни, динамика нарастания, отмирания и разложения. Выявлено соотношение (число, вес) между озимыми и весенними побегами особи. На основе количественного анализа установлено, что в надземной и подземной сферах верховых злаков продуктивность определяют озимые побеги; годичный прирост зеленой и корневой масс низовых злаков часто зависит от побегов весеннего кущения.

Многолетние злаки являются одним из основных компонентов травяных фитоценозов. При изучении их продуктивности необходимо знать биолого-морфологические свойства и закономерности формирования растительной массы отдельной особи в годичном или малом цикле ее развития и в процессе онтогенеза растений.

В настоящей работе, выполненной на луговом стационаре Ботанического института АН СССР в Отрадном (Карельский перешеек, Ленинградская область), будут изложены данные, характеризующие структуру надземной и подземной сфер особи злаков, ритм развития системы ее побегов, продолжительность их жизни, динамику нарастания, отмирания и разложения в малом и большом жизненных циклах.

Исследование проводилось на особях рыхлокустовых злаков, верховых *Dactylis glomerata* L. и *Alopecurus pratensis* L. и низовых *Anthoxanthum odoratum* L. и *Agrostis tenuis* Sibth. Эти виды часто встречаются или доминируют на лугах стационара и вообще на лугах северо-запада лесной зоны европейской части СССР.

В исследовании был использован биолого-морфологический метод (Смелов, 1947, 1966; Серебряков, 1952, 1954; Серебрякова, 1956, 1971; Langer, 1956, 1957; Персикова, 1959а, б; Борисова и Попова, 1966; Лавренко и Понятовская, 1967; Robson, 1968а, б; Perkins, 1968, и др.) и принцип изучения растения в одиночном произрастании в искусственных посевах в питомнике, разработанный А. П. Шенниковым (1921, 1954). Названные виды высевались на делянках (густота стояния 25×25 см) из семян, собранных в луговом сообществе. Варианты опыта: косимый и некосимый участки. Скашивание проводилось один раз в год в период максимального развития и хозяйственной спелости особи (период цветения или начальная фаза созревания семян), высота среза 5—7 см от поверхности почвы.

Как известно, особь многолетнего злака представляет собой симподиальную систему побегов последовательных порядков, сменяющих друг друга во времени. У исследуемых рыхлокустовых луговых злаков побеги эти появляются 2 раза в год: в летне-осенний и в весенний периоды. Прежде чем приступить к изучению динамики растительной массы, созидаемой этими побегами, изменению ее общих запасов (отдельно живой и мертвой) в течение сезона и по годам в течение онтогенеза особи, прослеживалась ритмика развития побегов разных периодов кущения, выяснялось количественное соотношение (число, вес) между ними и устанавливалась структура фитомассы особи в период максимального сезонного развития последней. Побеги летне-осеннего и весеннего кущения анализировались в 20-кратной повторности по методике И. Г. Серебрякова (1954). Систематические наблюдения проводились круглогодично в течение нескольких лет (интервалы между сроками учета в периоды активной вегетации 3—5 дней). Для побегов каждого типа учитывались: время раскрытия почек, период префлоральной вегетации, начало, максимум и окончание цветения, созревание плодов, обсеменение, начало и окончание отмирания листьев и стеблей (соломин). Размер подсыхающих или желтеющих листьев и участков стебля отмечался через каждые 2—3 дня. Эти данные позволили установить последовательность и быстроту роста побегов в условиях Отрадного, ход увеличения их массы и отмирание (Джалилова, 1971). Проведенные наблюдения послужили основой для выяснения надземной структуры особи в период ее хозяйственной спелости.

О соотношении побегов судили по выкопанным особям в возрасте 2—5 лет (повторность 5-кратная). У каждой особи исследуемых видов побеги разделялись (по происхождению листьев) на озимые и весенние. В пределах этих групп определялось количество и масса отмерших и живых побегов, вегетативных и генеративных. Учитывались также отмершие нижние участки побегов предыдущих лет.

Жизненный цикл побегов двух периодов кущения и их количественная характеристика показали, что годичный прирост в надземной и подземной сферах у особи злака начинается развитием из почек озимых побегов. Появляются они в зонах кущения цветущих и плодоносящих материнских побегов, начиная со второй половины лета и до наступления низких температур осенью. Кущение в более теплый период идет интенсивнее, чем в осенние месяцы. На побегах озимого типа, развившихся в июле—августе, появляются свои боковые побеги. После вынужденного в наших условиях зимнего покоя весной озимые побеги продолжают свой рост, а из перезимовавших почек появляются новые боковые весенние побеги. У верховых злаков их появление продолжается до наступления фазы выхода в трубку генеративных (озимых) побегов (Смелов, 1947, 1966).

У особи верховых злаков преобладают побеги озимого типа, часть их после зимовки превращается в генеративные, часть остается в вегетативном состоянии (табл. 1). Живут они в надземной части около года. Жизнь весенних побегов короче (с апреля, мая по сентябрь, октябрь или ноябрь), генеративных побегов они, как правило, не дают. Озимые побеги определяют продуктивность растения и являются основой формирования куста. У *Dactylis glomerata* в период максимального развития особи (цветения или начала плодоношения) они составляли около 85—95% веса (от всей зеленой массы), причем на долю генеративных побегов падало 63—86% массы. Продукция весенних побегов невелика, они формировали всего лишь 5—15% массы. Такие же большие различия выявились

ТАБЛИЦА 1

Соотношение количества озимых и весенних побегов особи *Dactylis glomerata* и *Alopecurus pratensis* в разных возрастах (в процентах от общего числа побегов, косимый вариант)

Возраст особи и время учета	Общее количество побегов особи	Процент озимых побегов			Процент весенних побегов	
		живые вегетативные	живые генеративные	отмершие вегетативные	живые вегетативные	отмершие вегетативные
		Dactylis glomerata				
3-й год жизни, цветение (2 VIII 1970)	153	28.0	24.9	5.2	31.4	10.5
4-й год жизни, цветение (8 VII 1971)	66	15.2	13.7	28.7	42.4	Нет
		Alopecurus pratensis				
3-й год жизни, начало плодоношения (2 VII 1970)	155	1.9	29.7	25.8	22.6	20
4-й год жизни, цветение (24 VI 1971)	99	22.2	19.2	10.1	48.5	Нет

ТАБЛИЦА 2

Соотношение зеленой массы озимых и весенних побегов *Dactylis glomerata* и *Alopecurus pratensis* (косимый вариант)

Возраст особи и время учета	Абсолютно сухой вес зеленой массы особи (в г)	В том числе зеленая масса (в %)		
		озимых побегов		весенних побегов
		генеративных	вегетативных	
	Dactylis glomerata			
3-й год жизни, цветение (2 VII 1970)	53	86.1	9.4	4.5
4-й год жизни, цветения (8 VII 1971)	15.9	63	21.9	15.1
	Alopecurus pratensis			
3-й год жизни, начало плодоношения (2 VII 1970) . . .	44.4	86.9	—[1]	13.1

между продуктивностью озимых и весенних побегов у *Alopecurus pratensis* (табл. 2).

У низовых злаков, в отличие от верховых, весеннее кущение более массово и интенсивно. В этот период особь *Anthoxanthum odoratum* способна развить до 50%, *Agrostis tenuis* — до 70% побегов (от общего количества побегов, развивающихся за год); 30—60% весенних побегов превращаются в генеративные. В целом весенние побеги низовых злаков создают около 30—60% массы.

Из приведенных данных следует, что строение надземной части особи верховых и низовых злаков неодинаково. Зеленая масса *Dactylis glomerata* и *Alopecurus pratensis* в период хозяйственной спелости сформирована генеративными и вегетативными озимыми и вегетативными весенними побегами. Зеленая масса особи *Anthoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis* состоит из генеративных и вегетативных озимых и весенних побегов. Преобладает у особи того и другого типа злаков масса (вес) генеративных побегов. После отчуждения в составе особи остается 9—17% зеленой массы (табл. 3).

---

[1] Все озимые вегетативные побеги отмерли.

ТАБЛИЦА 3

Зеленая растительная масса, остающаяся в составе особи злака после среза (в % от всей зеленой массы особи, косимый вариант)

Вид	4 VII 1969	3 VII 1970
	2-й год жизни	3-й год жизни
Anthoxanthum odoratum . . .	11	17.5
Agrostis tenuis	16	Не определено
Alopecurus pratensis	10.2	9
Dactylis glomerata	9	13.3

Выяснив основные черты строения надземной части особи исследуемых видов злаков: количество генераций и продолжительность жизни побегов различного типа, соотношения между ними и т. д., мы приступили к изучению динамики общих запасов надземной растительной массы (живой и мертвой) в годичном цикле и по годам в течение онтогенеза особи. Исходным моментом в круглогодичном цикле исследований продуктивности мы считали появление и начало внепочечной жизни летне-осенних побегов (Джалилова, 1971). В соответствии с этим первый укос брался осенью, в период ярко выраженного кущения, в конце сентября—начале октября. К этому времени побеги, развернувшиеся в конце июля—августе, представляли собою розетки из 4—6 листьев. Начиная с этой фазы, нарастанию растительной массы побега сопутствует ее частичное отмирание. Дальнейшие учеты проводились в переломные для жизни особи моменты: при переходе к зимнему покою, при возобновлении активного роста непосредственно сразу же после схода снега, в периоды весеннего кущения, выхода в трубку, колошения, цветения, плодоношения и отмирания побегов. В каждый срок учета на косимом и некосимом вариантах надземная растительная масса особи срезалась до зоны кущения побегов у поверхности почвы в 10-кратной повторности. При этом в каждый срок учета брались новые особи, не нарушенные предыдущими учетами.

Срезанная растительная масса особи разбиралась на 1) зеленую массу, разделяемую на вегетативные и генеративные побеги, и 2) отмершую массу с выделением генеративных побегов (некосимый вариант) и нижних частей генеративных побегов (косимый вариант) предыдущих лет. После подсчетов количества побегов обоих типов раздельно в каждой из выделенных фракций надземной массы они высушивались до абсолютно сухого состояния и взвешивались. При этом были получены следующие результаты.

Надземная фитомасса, сформированная озимыми побегами в летне-осенний период (первая фаза жизни озимых побегов) состоит только из листьев. Ее образование обычно принято называть отавностью (Серебряков, 1959; Серебрякова, 1971). Листовая масса (размер листьев, их вес) меняется от года к году в связи с возрастом побегов и особи и в зависимости от условий среды (питание, погодные факторы). На косимом варианте у верховых злаков отавные листья составляли около 15—20% от всей годичной продукции надземной части особи; они целиком переходят в мертвое органическое вещество за осень, зиму и весну (за осень и зиму отмирает 70—95% озимых листьев, за весну — 5—30%). Остальные 75—80% надземной годичной продукции особи накапливаются в весенне-летний период за счет продолжения роста озимых побегов и появления весенних. В этот отрезок времени проходит вторая фаза жизни озимых побегов: формируются стеблевые листья, развиваются стебли и соцветия на побегах с полным циклом развития. Около 5—10% надземной фитомассы (включая и массу весенних побегов), наросшей за весенне-летний период, отмирает к фазе цветения или к началу фазы созревания семян. В целом, ко времени хозяйственной спелости особи (от начала годового цикла развития побегов) отмирает уже около 25—30% годичной продукции. В эту естественно отмершую массу входят только листья. Соломины начинают отмирать после созревания или осыпания семян. Эти данные показывают, что биологическая продуктивность особи выше, чем мы ее обычно учитываем.

Наличие двух генераций побегов, различающихся по времени их появления из почек и продолжительности их жизни, обусловливает непрерывность нарастания и отмирания растительной массы в годичном (или малом) цикле развития многолетней особи. Отсюда вытекает необходимость изучения, при детальном исследовании биологической продуктивности, не только нарастания и отмирания, но и особенностей разложения отмирающих в разное время побегов и их органов. Интенсивность разложения изменяется по сезонам года в связи с изменением метеорологических условий, количества и качества микроорганизмов, химического состава отмерших частей растений. Известно, что вначале минерализуются быстрорастворимые и поэтому более доступные микроорганизмам вещества: растворимые углеводы или сахара, протеин, крахмал; позднее разлагаются более устойчивые соединения: целлюлоза, часть гемицеллюлозы, последними разлагаются наиболее стойкие формы: клетчатка, лигнин, жиры, смолы, воски (Кононова, 1951, 1963, и др.). В постепенном разрушении растительной массы и разложении сложных соединений до простых веществ значительную роль играют сапрофитные грибы и бактерии (Еленов, 1923; Частухин и Николаевская, 1968; Павлова, 1969, 1970, 1971; Мирошниченко, Новичкова-Иванова и др., 1972). На разлагающихся надземных частях (листьях, стеблях) *Alopecurus pratensis*, например, встречено 27 видов сапрофитных грибов (Джалилова и др., 1972). Растительный материал интенсивнее разлагается в первый период после его отмирания. С разложением наиболее доступных микроорганизмам веществ процесс минерализации замедляется. Так, отавные листья *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata*, отмершие в осенний период, к весне следующего года разложились на 20—26%. Полная минерализация их в капроновых мешочках произошла лишь через 2.5—3 года.

Динамика разложения массы, наросшей за весенне-летний период, и отмершей в конце лета, прослежена на *Alopecurus pratensis* в течение 20 месяцев с 28 августа 1968 г. по 28 апреля 1970 г. Скорость разложения отмершей надземной массы (листьев, стеблей побегов разных лет жизни) определялась в мешочках из капроновой сетки, размером 8×12 см. Естественно отмершие в разные сезоны года части растений навеской в 1—2 г помещались в мешочках на поверхности почвы. При закладке учитывалась влажность образцов. Изменение веса определялось регулярно каждые 1—2 месяца, повторность трехкратная.

За 2 первых осенних месяца после отмирания убыль в весе оказалась равной 18% (для листьев — 18.3%, для соломин — 18.5% от исходного веса образца). Зимой и в начале весны (с декабря 1968 г. по март 1969 г.) листья лисохвоста потеряли в весе около 8.5%, а стебли — 5%. Медленно шло разложение растительных остатков и в летний период: за июнь—август 1969 г. вес листьев снизился еще на 7.7%, а стеблей — на 0.6%. Осенью 1969 г. интенсивность разложения вновь повысилась: за сентябрь и октябрь этого года листья убыли в весе на 17%, а стебли — на 6%. За год отмершие стебли минерализовались примерно на 25%, листья — на 35%, за 20 месяцев опыта эти величины возросли до 43.5 и 55%.

Наиболее интенсивно разложение идет в осенние месяцы в сентябре—октябре, когда повышаются увлажнение среды, активность и численность микроорганизмов.

В связи с медленным темпом минерализации отмершие побеги остаются в структуре особи на протяжении жизни нескольких последующих поколений побегов, сменивших друг друга во времени. Например, в возрасте

5 лет в надземную сферу особи исследуемых злаков входят побеги или нижние части побегов (косимый вариант), возникшие на 1—5-м годах жизни. Побеги периода полного развития особи (2-й—3-й годы жизни) составляют значительную долю. Так, на косимом участке у 4-летней особи *Dactylis glomerata* нижние части побегов предыдущих 3 лет составляли более 20% от общей массы (табл. 4); в варианте с некосимостью масса этих побегов была еще выше. Из приведенных данных следует, что в общую надземную фитомассу особи входят не только зеленая масса, отмершая масса побегов текущего года, но и на разной стадии разложения отмершая масса побегов предыдущих лет.

ТАБЛИЦА 4

Содержание в надземной растительной массе особи *Dactylis glomerata* живых и мертвых частей в период цветения (косимый вариант)

Срок учета	Возраст особи	Общая надземная масса (в г)	В том числе		
			зеленая масса (в%)	отмершая масса текущего года (в %)	отмершая масса поколений побегов предыдущих лет[1] (в %)
10 VII 1969	2-й год жизни	66.4	81.1	18.9	Нет
2 VII 1970	3-й год жизни	75.6	70.7	18.2	11.1 (1969 г.)
8 VII 1971	4-й год жизни	30.0	53.0	26.7	23.3 (1969 и 1970 гг.)
3 VII 1972	5-й год жизни	22.5	50.0	28.7	21.3 (1969, 1970, 1971 гг.)

Отмершая масса текущего года представлена только листьями, потерявшими жизнеспособность вследствие своей недолговечности на разных фазах развития побегов: осенью, зимой, весной и летом. Вся эта масса затронута в той или иной степени процессом разложения.

Отмершая масса предыдущих лет на косимом участке представлена нижними частями побегов (стебли вместе с влагалищами листьев до высоты 5—7 см), остающимися после скашивания; на некосимом варианте — соломинами и листьями с хорошо сохраненной или уже нарушенной структурой.

Подземная сфера особи исследовалась в объеме почвы 25×25×25 см в 5-кратной повторности. О принадлежности корней к побегам озимого или весеннего типа текущего года или предыдущих лет мы судили по возрасту их надземной части.

Каждый побег особи с полным или неполным циклом развития формирует свою корневую систему. Она состоит из зоны кущения, т. е. укороченного или более или менее удлиненного корневища и отходящих от него придаточных корней. Степень развития их, как правило, зависит от степени развития побегов в надземной части. Наиболее мощную и разветвленную корневую систему формируют озимые побеги. У *Dactylis glomerata*, например, зона кущения озимых генеративных побегов имеет длину 0.5—3.5 см, на них развивается от 8 до 34 придаточных корней. Зона кущения летне-осенних вегетативных побегов — 0.3—1 см длины, с 3—14 придаточными корнями. Корнеобразование у весенних побегов идет слабо, на них развивается обычно от 1 до 3 корней (зона кущения 0.2—0.5 см). Иногда весенние побеги, питаясь за счет материнских, самостоятельной корневой системы не развивают, что приводит их к довольно быстрому отмиранию.

Придаточные корни целиком отмирают лишь после того, как периферийные ткани зоны кущения или корневища будут затронуты активным процессом отмирания. У озимых генеративных побегов *Dactylis glomerata* они живут около 2.5—3 лет: год при жизни надземной части и около

---

[1] Нижние участки стеблей и розеточные листья.

1.5—2 лет после ее отмирания. У *Alopecurus pratensis* и *Anthoxanthum odoratum* общая продолжительность жизни корней, побегов, определяющих годичный прирост особи, около 1.5—2 лет.

Зона кущения, где располагаются органы возобновления, наиболее жизненная часть побега; она полностью отмирает лишь после отмирания придаточных корней. У *Dactylis glomerata* после прохождения побегом полного цикла развития зона кущения остается живой в течение 2, а в некоторых случаях в течение 3 лет. При этом на ней еще можно видеть мертвые прикрепленные корни. У вегетативных побегов, особенно весенних, зона кущения и придаточные корни имеют несколько меньшую жизненность, чем корневая система генеративных побегов.

Подземная продукция многолетней особи рыхлокустового злака складывается из корневой массы побегов текущего года и корневой массы побегов, появившихся в предыдущие годы. Особь *Dactylis glomerata* в возрасте 5 лет включала, например, корневую систему побегов 1—5-го годов жизни, при этом зоны кущения и придаточные корни побегов 1—3-го годов жизни были отмершими; от 2 до 17 корней у побегов 1—2-го года жизни особи оставались прикрепленными, остальная часть корней отпала. В целом от общей корневой массы особи отмершая подземная масса побегов 1—3-го годов жизни составила 43.3% (15% придаточные корни, 28.3% зоны кущения); повышенная масса зон кущения определяется их мощностью. Корневая масса, сформированная побегами, на 4-м и 5-м годах жизни особи была живой и составляла 56.7% (32.1% придаточные корни, 24.6% зоны кущения). Годичный прирост в подземной сфере определяется озимыми и в первую очередь генеративными побегами.

О скорости разложения подземной части особи злака можно судить по опыту Е. Д. Мирошниченко (Мирошниченко, Павлова, Понятовская, 1972); по ее данным, подземная масса (живые и мертвые корни, зоны кущения, корневища) *Anthoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis* разлагалась в течение 2.5 лет, *Alopecurus pratensis* — около 3 лет. Отмершая корневая масса разлагается, по-видимому, иначе.

Годичная продукция надземной и подземной сфер особей исследуемых злаков, согласно ритмике развития системы их побегов, складывается из растительной массы, наросшей в летне-осенний период (с июля до наступления низких температур) предшествующего года и растительной массы, наросшей в весенне-летний период текущего года (апрель—июнь для раносозревающих *Alopecurus pratensis* и *Anthoxanthum odoratum* и за апрель—июль для относительно поздносозревающих *Dactylis glomerata* и *Agrostis tenuis*).

В надземной и подземной сферах особи верховых злаков продуктивность определяют озимые побеги. У низовых злаков годичный прирост зеленой и корневой массы часто зависит от весенних побегов.

Обновление надземной и подземной сфер особи злака происходит неодновременно; надземная часть обновляется обычно через год или 14—15 месяцев (согласно ритму развития системы побегов озимого и весеннего кущения), обновление же корневой массы *Anthoxanthum odoratum* и *Alopecurus pratensis* происходит примерно через 1.5—2 года, у *Dactylis glomerata* — через 3 года. При наличии у особи ежи сборной побегов с полициклическим типом развития обновление корней происходит медленнее и длится свыше 3 лет.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1966). Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета их биологической продуктивности. Бот. ж., 51, 9. — Джалилова А. О. (1971). Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении продуктивности злаков. Бот. ж., 56, 3. — Джалилова А. О., В. П. Кириллова, Т. В. Павлова и В. М. Понятовская. (1972). Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области. II. Бот. ж., 57, 6.—

Еленов П. Ф. (1923). Попытка дифференциации разложения растительных остатков в связи с их микофлорой. Тр. секции по микол. и фитопатол. РБО, I. — Кононова М. М. (1951). Проблема почвенного гумуса и современные задачи его изучения. — Кононова М. М. (1963). Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. — Лавренко Е. М. и В. М. Понятовская. (1967). Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ. Бот. ж., 52, 11. — Мирошниченко Е. Д., Л. Н. Новичкова-Иванова, Т. В. Павлова, В. М. Понятовская, И. С. Скалон. (1972). Ветошь и подстилка на суходольных лугах (химическая и микробиологическая характеристика растительной массы). Бот. ж., 57, 2. — Мирошниченко Е. Д., Т. В. Павлова, В. М. Понятовская. (1972). Разложение растительной массы на суходольных лугах Ленинградской области (Карельский перешеек). I. Бот. ж., 57, 4. — Павлова Т. В. (1969). Базидиальные грибы, развивающиеся на растительных остатках в лугах. Микология и фитопатология, 3, 6. — Павлова Т. В. (1970). Эколого-систематическое описание микофлоры опытных луговых участков. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 18. — Павлова Т. В. (1971). Роль грибов в разложении растительной массы на лугах. Бот. ж., 56, 3. — Персикова З. И. (1959а). Большой жизненный цикл щучки *Deschampsia caespitosa* L. В сб.: Вопросы биологии растений. — Персикова З. И. (1959б). Формирование дерновин и жизненный цикл белоуса торчащего. Бюлл. МОИП, отдел. биол., 5. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Серебряков И. Г. (1954). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. В сб.: Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям (22—25 декабря 1951 г.). — Серебряков И. Г. (1959). Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. В сб.: Вопросы биологии растений. — Серебрякова Т. И. (1956). Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. Уч. зап. Моск. пед. инст. им. В. И. Ленина, 97, 3. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Смелов С. П. (1947). Биологические основы луговодства. — Смелов С. П. (1966). Теоретические основы луговодства. — Частухин В. Я. и М. А. Николаевская. (1968). Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. — Шенников А. П. (1921). Фитосоциология и опытные питомники. Ж. Петрогр. агроном. инст., 3—4. — Шенников А. П. (1954). Основные установки при организации стационарных геоботанических исследований. В сб.: Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям (22—25 декабря 1951 г.). — Langer R. H. M. (1956). Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*). I. The life history of individual tillers. Ann. Appl. Biol., 44 (1). — Langer R. H. M. (1957). Growth and nutrition of timothy (*Phleum pratense*). II. Growth of the plant in relation to tiller development. Ann. Appl. Biol., 45 (3). — Perkins D. F. (1968). Ecology of *Nardus stricta* L. I. Annual growth in relation to tiller phenology. J. Ecol., 56, 3. — Robson M. J. (1968a). A comparison of British and North African varieties of tall fescue (*Festuca arundinacea*). IV. Tiller production in single plants. J. Appl. Ecol., 5, 2. — Robson M. J. (1968б). The changing tiller population of spaced plants of S. 170 Tall Fescue (*Festuca arundinacea*). J. Appl. Ecol., 5, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 VI 1972).

УДК 019.941 : 524.44

Н. С. Филатова

НОМЕНКЛАТУРНЫЕ ЗАМЕТКИ О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ *ARTEMISIA* ИЗ ПОДРОДА *SERIPHIDIUM* (BESS.) ROUY

N. S. FILATOVA. NOMENCLATURE REMARKS ON SOME *ARTEMISIA* SPECIES FROM THE SUBGENUS *SERIPHIDIUM* (BESS.) ROUY

Огромный полиморфизм подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy, обширная синонимика существующих таксонов, плохая сохранность типового материала и слабая изученность ареалов вызывают существенные трудности при работе с родом *Artemisia* L., поэтому недавно опубликованная статья Т. Г. Леоновой, посвященная весьма полиморфному подроду *Seriphi-*

dium (Bess.) Rouy, встречена систематиками с большим интересом и заслуженным вниманием. Мне же как автору обработки рода *Artemisia* L. во «Флоре Казахстана» (1966) хочется сделать ряд замечаний по работам Леоновой, чтобы устранить в дальнейшем путаницу в понимании как таксономии, так и ареалологии этого сложного подрода.

Название *A. santonica* L. вводится Леоновой вместо ранее употреблявшегося названия *A. monogyna* Waldst. et Kit. («Флора СССР», 1961). Кроме того, Леонова считает, что *A. santonica* L.=*A. salina* Keller. *A. salina* B. Keller во «Флоре Казахстана» цитируется нами как *A. monogyna* Waldst. et Kit. Но почему-то *A. santonica* L. не указывается Леоновой для Прикаспийской низменности. По гербарию, любезно присланному Н. И. Рубцовым из Крыма, нам удалось установить аналогичность морфологических признаков *A. santonica* L. и нашей *A. monogyna* Waldst. et Kit., довольно широко распространенной в Прикаспийской низменности на солонцах и солончаках. К тому же Леонова (во «Флоре Крыма», 1969a) считает, что внутренние листочки обвертки у *A. santonica* L. ко времени цветения голые, блестящие. На цветущем же экземпляре, присланном из Крыма и определенном ею как *A. santonica*, встречаются опушенные внутренние листочки обвертки, что также характерно и для *A. monogyna*. Следовательно, можно считать, что на солончаках и солонцах Прикаспийской низменности произрастает *A. santonica* L.

То же можно сказать и относительно *A. taurica* Willd. Приводя этот вид для Казахстана, мы имели в виду только юго-западную часть его ареала в Прикаспийской низменности (6. Прикасп., 6a. Букеев., районы «Флоры Казахстана»). Примерно эту же крайнюю юго-западную границу ареала приводила и Леонова во «Флоре Крыма» (1969a). Но в последующей ее работе (1970) этот вид для Прикаспийской низменности ею не указывается. Сравнение же гербария, присланного из Крыма, и нашего, из Прикаспия, убедило нас, что в Прикаспийской низменности этот вид встречается.

Совершенно неверно Леонова (1970) указывает, что П. П. Поляков и Н. С. Филатова считают *A. lercheana* Web. прикаспийским эндемом. Поляков (1961) считает *A. lercheana* Web. эндемичной для СССР (Нижн. Дон., Нижн. Волга, Верхн.-Тоб., Оренб. обл., Арало-Касп.), но не эндемом Прикаспия. У Филатовой же (1966) слово «эндем» вообще не упоминается, и помимо распространения этого вида в Казахстане он приводится Филатовой еще и для европейской части СССР.

Не согласны мы и с тем, что в синонимику *A. gracilescens* Krasch. et Iljin Леоновой отнесена *A. pallida* Poljak. et Krasch.

У. *A. pallida* листья просто дважды перисторассеченные (а не 2—3 перисторассеченные), метелка рыхлая, с веточками почти горизонтально отклоненными от стебля (а не узкопирамидальная, с веточками вверх направленными), т. е. признаки свойственные *A. terrae-albae* Krasch. И, что особенно характерно для *A. gracilescens*, железистое опушение листьев и листочков обвертки, которое совершенно отсутствует у *A. pallida* и *A. terrae-albae*. Поэтому следует рассматривать эту разновидность как *A. terrae-albae* Krasch. var. *pallida* (Krasch. et Iljin) Filat. («Флора Казахстана», 1966).

Еще несколько слов об *A. arenaria* DC. из подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. Ареал этого вида широк: от Добруджи (Румыния) до западной части Монголии (Крашенинников, 1946). Леонова во «Флоре Крыма» (1969a) ограничивает общее распространение *A. arenaria* DC. только Балканским полуостровом, европейской частью СССР (побережья Азовского и Черного морей), Кавказом (зап. Предкавказье). Сравнение гербария, присланного из Крыма с определениями Леоновой, и нашего еще раз подтвердило, что в пустынях Казахстана широко распространена *A. arenaria* DC., слагающая растительный покров песчаных пустынь.

Непонятно также, почему среди синонимов *A. pauciflora* Web. нет *A. pauciflora* Web. ssp. *majkara* Krasch. В пустынной зоне Казахстана эта разновидность широко распространена.

Я не затрагиваю здесь вопроса о внутривидовой таксономии *A. lercheana* Web., и ничего не могу конкретно сказать об *A. nutans* Willd., выделенной из *A. santonica* L. и имеющей разорванный ареал (меловые склоны в бассейнах рек Сев. Донца, Дона, Хопра, Волги, Урала, Эмбы), так как эти вопросы требуют дальнейшего наблюдения и изучения в природе.

С трактовкой приоритета *A. compacta* Fisch. я полностью согласна и признаю свою ошибку.

В заключение мне еще раз хочется подчеркнуть ценность работ Леоновой, но желательно было бы более точно освещать вопросы экологии и географии изучаемых видов полыни.

ЛИТЕРАТУРА

Крашенинников И. М. (1946). Опыт филогенетического анализа. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, II. — Леонова Т. Г. (1969а). Род *Artemisia* L. В кн.: Флора Крыма, III, 3. — Леонова Т. Г. (1969б). *A. santonica* L. (дополнение). В кн.: Флора Крыма, III, 3. — Леонова Т. Г. (1970). Критические заметки о полынях подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy европейской части СССР. В кн.: Новости систематики высших растений, 7. — Поляков П. П. (1961). Род *Artemisia* L. Флора СССР, 26. — Филатова Н. С. (1966). Род *Artemisia* L. Флора Казахстана, 9.

Институт ботаники
Академии наук Казахской ССР.
Алма-Ата.

(Получено 21 VII 1972).

УДК 576.312.37 : 582.657.2

Е. М. Валович и Ю. Д. Сосков

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА ВИДОВ РОДА *CALLIGONUM* L.

E. M. VALOVICH AND YU. D. SOSKOV. THE CHROMOSOME NUMBERS OF SPECIES OF THE GENUS *CALLIGONUM* L.

Публикуемый материал — наиболее полное сообщение по числам хромосом рода жузгун (*Calligonum* L.); приводятся числа хромосом для 42 видов, для 24 из них они указываются впервые. Основное число в роде $x=9$. Один вид, *C. polygonoides* L., является гексаплоидом ($2n=54$), остальные — диплоиды ($2n=18$) или тетраплоиды ($2n=36$). Данные по хромосомным числам подтверждают сделанные ранее выводы о значительно более крупном объеме видов в секции *Pterococcus* (Pall.) Endl. или по крайней мере не противоречат им.

В литературе уже имеются сведения по числам хромосом для 36 видов *Calligonum* (Меньшикова, 1964; Александрова и Сосков, 1969; Болховских и др., 1969). Данные Е. А. Меньшиковой по числам хромосом 2 видов (*Calligonum caput-medusae* Schrenk var. *rubicundum* Herd. $2n=$Ca 95, *C. setosum* Litv. $2n=$Ca 80) пока не подтвердились. Часть публикуемых материалов (по 15 видам) уже вошла в мировую литературную сводку по хромосомным числам цветковых растений с пометкой «Валович, Сосков не опубл.» (Болховских и др., 1969), но без указания эталонного гербарного образца и места сбора исходного материала. Этот пробел устраняется данной статьей.

Материалом для данной работы послужили плоды видов *Calligonum*, собранные в основном Ю. Д. Сосковым в местах естественного произрастания во время экспедиций 1962—1967 гг. Образцы плодов документированы гербарными листами, которые хранятся в гербарии Ботанического института АН СССР в Ленинграде.

Семена перед высевом в горшки в весенний период подвергались месячной стратификации во влажном песке при температуре, близкой к 0°.

Хромосомные числа определялись на метафазных пластинках в кончиках корней молодых проростков на постоянных препаратах, приготовленных по обычной цитологической методике: фиксатор Навашина (10 : 4 : 1), толщина микротомных срезов 12 мк, окраска железным гематоксилином по Гейденгайну.

Числа хромосом определены для 117 образцов *Calligonum*. В таблице указываются числа хромосом 86 образцов, относящихся к 42 известным видам и 6 новым гибридам рода *Calligonum*. Впервые приведены сведения о числе хромосом для 24 видов. По 10 видам, входящим в сообщение 1969 г. (Александрова и Сосков) и в данную работу, даются повторные сведения о числах хромосом из других частей ареала. Помимо этого, не включены в таблицу данные о числах хромосом по 31 образцу из секции *Pterococcus*. Эти образцы четко отличаются по морфологическим признакам плода от всех до сего времени известных видов этой секции и не могут быть с ними отождествлены. Из указанных 31 образца 29 образцов отличаются друг от друга одним или несколькими признаками. При желании они могли бы рассматриваться как «новые виды», равноценные уже описанным ранее.

Рассматриваемые в работе виды принадлежат к 3 секциям.

В секции *Pterococcus* (Pall.) Endl. исследовано 16 известных видов и 1 известный межсекционный гибрид, т. е. гибрид между видами, относящимися к разным секциям. 29 «новых видов» рода, изученных на числа хромосом, но опущенных в таблице, относятся именно к этой секции, отличающейся от других секций рода большим полиморфизмом составляющих ее видов.

В секции *Calligonum* изучено 17 видов, из которых 6 рассматриваются в данной работе как межсекционные гибриды.

К третьей секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandrova относятся 15 изученных видов.

Виды определены по «Флоре СССР» (Павлов, 1936) и флорам среднеазиатских республик (Дробов, 1953 г.; Байтенов и Павлов, 1960; Сосков, 1968). Авторы преднамеренно отказались в данной работе от еще пока не завершенной Ю. Д. Сосковым обработки этого рода. Однако в секции *Pterococcus* изученные виды были подразделены на 3 группы (см. таблицу), каждая из которых соответствует, по Ю. Д. Соскову (1968), одному из весьма полиморфных видов этой секции.

В XX в., начиная с Д. И. Литвинова (1913) и до наших дней (Годвинский, 1961), каждый серьезный исследователь этого рода встречался с обилием неизвестных науке видов. Так, Д. И. Литвиновым (1913) в результате изучения 109 образцов коллекции жузгуна, собранной Н. В. Андросовым в нескольких пунктах Оренбургско-Ташкентской железной дороги, было описано сразу 18 новых видов, которые он назвал в заголовке статьи «Новые формы. . .». Н. В. Павлов (Pavlov, 1933) по сборам Ф. Н. Русанова, К. Муравлянского, Е. П. Коровина и других коллекторов опубликовал сразу 26 новых видов жузгуна. В. П. Дробовым (1941) было описано еще 18 новых видов. И в последнее время М. И. Годвинский из одних только песков по Черному Иртышу в Восточном Казахстане по совместным сборам с Л. Я. Курочкиной опубликовал 20 новых видов.

С обилием новых для науки видов, которые в нашем понимании в большинстве случаев являются внутривидовыми категориями или гибридами, пришлось столкнуться и нам. Наибольший полиморфизм видов жузгуна отмечен в секции *Pterococcus* (см. таблицу). Из 68 изученных образцов этой секции, как уже указывалось ранее, не определились 31, которые на основании сравнения с тщательно изученными номенклатурными типами видов секции приходится относить условно к 29 новым видам. Последние более или менее равномерно распределяются по группам секции. Учитывая опыт предшественников, авторы на данном этапе развития систематики вообще и систематики этого рода, в частности, отказываются от описания их в качестве новых видов. Мы также не можем перевести их все сразу, по шаблону, например в ранг разновидности, ибо внутри-

Исследованные виды[1] рода *Calligonum* L. и их хромосомные числа

Секция, группа, вид	2n	Происхождение материала (данные гербарной этикетки)
I. Sect. ***Pterococcus*** (Pall.) Endl.		
1 группа. Виды с серой корой старых ветвей, мягкими крыльями плодов и белым околоцветником		
C. elegans Drob.	18	Ферганская долина, левый берег р. Сырдарья напротив г. Канибадам, ур. Гумхана, 16 VI 1964, № 363, Ю. Д. Сосков
C. elegans Drob.	18	Южный Казахстан, 6 км западнее ст. Чиили, 26—28 V 1965, №№ 622, 644, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. elegans Drob.	18	Приаралье, ст. Чокусу, чинк Алтыншокысу, 4 VI 1965, №№ 698, 702, они же
C. elegans Drob.	18	Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 9 VI 1965, № 744, они же
C. gypsaceum Drob.	18	Южный Таджикистан, правый берег р. Вахш, ур. Ок-Джар, 19—22 V 1964, №№ 60, 133, Ю. Сосков
C. leucocladum (Schrenk) Bunge	18	Южный Казахстан, 6 км западнее ст. Чиили, 26 V 1965, № 618, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. margelanicum Drob.	18	Ферганская долина, левый берег р. Сырдарья, напротив г. Канибадам, ур. Гумхана, 16 VI 1964, № 370, Ю. Сосков
C. orthocarpum Drob.	18	Южный Таджикистан, правый берег р. Вахш, ур. Ок-Джар, 17—22 V 1964, №№ 21, 138, 160, он же
C. roseum Drob.	18	Там же, 16—21 V 1964, №№ 1, 120, он же
C. tenue Pavl.	18	Там же, 5 V 1965, № 30, он же
C. undulatum Pavl. var. *australe* Pavl.	18	Приаралье, ст. Чокусу, чинк Алтыншокысу, 4 VI 1965, № 703, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
Межсекционные гибриды		
Calligonum× *dubjanskyi* Litv. (*C. acanthopterum* Borszcz.× *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge)	36	Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 12 VI 1965, № 817, Ю. Сосков
C. acanthopterum× *C. leucocladum*	36	Там же, 9—12 VI 1965, №№ 743, 751, 754, 797, 822, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. acanthopterum× *C. leucocladum*	36	Южный Казахстан, 6 км западнее ст. Чиили, 26 V 1965, № 608, они же
2 группа. Виды с красно-бурой корой старых ветвей, мягкими крыльями плодов и белым околоцветником		
C. alatum Litv.	36	Приаралье, ст. Майлибас, 18 VI 1965, №№ 826, 836, Ю. Сосков
C. aphyllum (Pall.) Guerke	36	Южный Казахстан, северо-восточнее ст. Чиили, булак Касиюнко, 28—29 V 1965, №№ 630, 647, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. aphyllum (Pall.) Guerke	36	Приаралье, ст. Майлибас, 18 VI 1965, № 831, Ю. Сосков
C. humile Litv.	36	Южный Казахстан, северо-восточнее ст. Чиили, булак Касиюнко, 28 V 1965, №№ 628, 635, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. undulatum Litv.	36	Побережье Аральского моря, залив Перовского, чинк в 7 км восточнее сел. Ак-Эспе, 6 VI 1965, № 708, они же
C. undulatum Litv.	36	Приаралье, ст. Майлибас, 19 VI 1965, № 856, Ю. Сосков

---

[1] «Новые виды» в таблице опущены.

Продолжение

Секция, группа, вид	2n	Происхождение материала (данные гербарной этикетки)
3 группа. Виды с красно-бурой корой старых ветвей, жесткими крыльями плодов и красным околоцветником		
C. dissectum Popova	36	Восточный Казахстан, Зайсанская котловина, Черноиртышские пески, севернее сел. Улькун-Каратал, 15 VII 1966, № 1173, Ю. Сосков
C. pavlovii Godv.	36	Там же, 16 VII 1966, № 1187, он же
C. rubicundum Bunge	36	Там же, 16 VII 1966, № 1207, он же
C. spinosissimum Pavl.	36	Там же, 17 VII 1966, № 1234, он же
II. Sect. ***Calligonum***		
C. acanthopterum Borszcz.	36	Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 10 VI 1965, № 775, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. bakuense Litv.	36	Азербайджан, по берегу Каспийского моря, возле сел. Дуванный, 1962, Г. Ахундов
C. comosum L'Herit.	36	Северная Африка, Египет, Западная пустыня, Впадина Каттара, 2 VI 1962, № 1, В. Бочанцев
C. molle Litv.	36	Южный Таджикистан, устье р. Вахш, у возвышенности Бурю-Тау, 8 VI 1966, № 1073, Ю. Сосков
C. petunnikowii Litv.	36	Азербайджан, Апшерон, 12 VII 1960, Г. Ахундов
C. petunnikowii Litv.	36	Азербайджан, 59 км юго-западнее г. Баку, по берегу Каспийского моря, возле сел. Дуванный, 21 VI 1967, №№ 1323, 1401, Ю. Сосков и Ф. Ахмед-Заде
C. polygonoides L.	54	Армения, Веди-Горован, 21 VI 1965, № 610, А. Ахвердов и Н. Мирзоева
C. polygonoides L.	54	Там же, 1964, № 1190, А. Ахвердов и Н. Мирзоева (репродукция ботанического сада АН Армянской ССР)
C. pulcherrimum Pavl.	18	Каракумы, ст. Репетек, 25 VI 1965, №№ 987, 1016, Ю. Сосков
C. repetekense Rotov	≈36	Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 10 VI 1965, № 786, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C. rotula Borszcz.	≈36	Там же, 10 VI 1965, № 772, они же
C. santoanum Korov.	18	Ферганская долина, подножие хр. Каратау, 22 VI 1964, № 435, Ю. Сосков
C. setosum Litv.	18	Каракумы, ст. Репетек, 24 VI 1965, № 985, он же
C. setosum Litv.	18	Юго-западный Памиро-Алай, между гг. Термез и Джар-Курган, 26 VI 1965, № 1017, он же
Межсекционные гибриды		
Calligonum×*androssovii* Litv. (*C. acanthopterum*×*C. leucocladum*)	≈36	Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 11 VI 1965, № 811, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C.×*bubyri* B. Fedtsch. ex Pavl. (*C acanthopterum*×*C. leucocladum*)	36	Там же, 10—12 VI 1965, №№ 799, 815, они же
C.×*bubyri* B. Fedtsch. ex Pavl.	36	Нукусский ботанический сад, 1967, С. Кабулов и Д. Уразбаев (сеянец № 7 *C. cristatum* Pavl.: Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 12 V 1964, № 211, С. Кабулов)
C.×*bubyri* B. Fedtsch. ex Pavl.	≈36	То же (сеянец № 10)
C.×*calcareum* Pavl. (*C. leucocladum*×*C. santoanum*)	≈18	Ферганская долина, устье р. Исфара, 20 VI 1964, № 416, Ю. Сосков
C.×*colubrinum* Borszcz. (*C. acanthopterum*×*C. caput-medusae*)	36	Нукус, Кабакли, 6 участок, 2 VI 1964, № 263, С. Кабулов

Продолжение

Секция, группа, вид	2n	Происхождение материала (данные гербарной этикетки)
C.×*densum* Borszcz. (*C. acanthopterum* *C.*×*caput-medusae*)	36	Приаралье, 9 км севернее г. Нукус, 11 VI 1965, № 795, Ю. Сосков и Т. Дускабилов
C.×*densum* Borszcz.	36	Нукус, № 7, С. Кабулов
C.×*platyacanthum* Borszcz. (*C. acanthopterum*×*C. caput-medusae*)	36	Каракумы, ст. Репетек, 24 VI 1965, № 998, Ю. Сосков
III. Sect. ***Medusa*** Sosk. et L. Alexandrova		
C. arborescens Litv.	18	Каракумы, ст. Репетек, 24 VI 1965, №№ 977, 979, Ю. Сосков
C. cancellatum Mattei	36	Там же, 24 VI 1965, №№ 981, 1015, он же
C. caput-medusae Schrenk	36	Там же, 24—25 VI 1965, №№ 970, 995, он же
C. caput-medusae Schrenk var. *rubicundum* Herd.	≈36	Ашхабад, Ботанический сад АН Туркменской ССР, № 924
C. elatum Litv.	18	Южный Таджикистан, Тигровая балка, 1 VI 1966, № 1041, Ю. Сосков
C. eriopodum Bunge subsp. *eriopodum*	18	Каракалпакия, южный берег Аральского моря, пески Ешкульген-Кум, 1 VII 1964, № 245, С. Кабулов
C. eriopodum Bunge subsp. *turkmenorum* Sosk. et Astan.	18	Каракумы, ст. Репетек, 25 VI 1965, № 992, Ю. Сосков
C. koslovii Losinsk.	36	Ферганская долина, правый берег р. Сырдарья, юго-западнее оз. Ок-Сукон, 11 VI 1964, № 283, он же
C. litvinovii Drob.	36	Ферганская долина, левый берег р. Сырдарья, 5 км юго-западнее Шайданского парома, 13 VI 1964, № 342, он же
C. matteianum Drob.	18	Каракумы, ст. Репетек, 24 VI 1965, № 986, он же
C. microcarpum Borszcz.	18	Южный Таджикистан, 15 км севернее возвышенности Бурю-Тау, 30 V 1962, № 280, Ю. Сосков, И. Шибкова и Х. Исматова
C. microcarpum Borszcz.	18	Южный Таджикистан, Тигровая балка, 2 VI 1966, № 1059, Ю. Сосков
C. microcarpum Borszcz.	18	Ашхабад, Ботанический сад АН Туркменской ССР, № 926
C. minimum Borszcz.	18	Южный Таджикистан, Тигровая балка, 11 VI 1966, № 1107, Ю. Сосков
C. murex Bunge	18	Приаралье, пески Большие Барсуки, окрестности ст. Челкар, 31 III 1967, № 1297, он же
C. pellucidum Pavl.	18	Каракумы, ст. Репетек, 25 VI 1965, № 1007, он же
C. prszevalskii Losinsk.	18	Там же, 25 VI 1965, № 1010, он же
C. rubens Mattei	18	Южный Таджикистан, между горами Ходжа-Казьян и Кызымчек, 31 V 1962, № 290, Ю. Сосков, И. Шибкова и Х. Исматова
C. rubens Mattei	18	Каракумы, ст. Репетек, 25 VI 1965, № 1004, Ю. Сосков
C. triste Litv.	≈36	Туркмения, окрестности г. Небитдаг, возле возвышенности Кум-Даг, 23 V 1951, Н. Т. Нечаева

видовая систематика — это серьезное самостоятельное исследование. Гигантский полиморфизм жузгунов по морфологическим макропризнакам плода — довольно редкое явление среди покрытосемянных растений (Сосков, 1968). Для подтверждения этого достаточно указать на то, что каждый изученный образец у видов секции четко характеризуется 12 морфологическими макропризнаками, которые в свою очередь расчленяются на 3—5 (11) градаций. При необходимости признакам и градациям можно дать цифровые обозначения.

Известные и новые виды первой группы секции *Pterococcus* с серой корой старых ветвей, мягкими крыльями плодов и белым околоцветником, распространенные преимущественно в Южнотуранской провинции, являются диплоидными (2n=18). 7 образцов жузгунов с дельты р. Амударья (г. Нукус) и с правого берега р. Сырдарья (ст. Чиили) оказались тетраплоидными. Тщательный морфологический анализ исходного материала, а также изучение изменчивости одного из них в культуре (Кабулов и др., 1969) дали основание отнести их к межсекционным гибридам.

Все известные и новые виды второй группы секции *Pterococcus* с красно-бурой окраской коры старых ветвей, мягкими крыльями плодов и белым околоцветником, распространенные преимущественно в Северотуранской провинции, являются тетраплоидами.

Все остальные виды секции *Pterococcus*, относящиеся к третьей группе (известных и новых), с красно-бурой окраской коры старых ветвей, но с жесткими крыльями плодов и красным околоцветником с Черноиртышских песков, оказались также тетраплоидными.

Таким образом, данные по хромосомным числам видов каждой из 3 групп в секции *Pterococcus* подтверждают сделанные ранее выводы об их видовом ранге (Сосков, 1968) или по крайней мере не противоречат им.

Для вида *Calligonum setosum* Litv. из Центральных Каракумов и юго-западного Памиро-Алая установлено новое для этого вида диплоидное число хромосом (2n=18). Тетраплоидные растения этого вида (Александрова и Сосков, 1969) распространены только в низовьях р. Вахш у возвышенности Бурю-Тау. Близкий к нему вид *C. molle* Litv. с низовьев Вахша также является тетраплоидом (см. таблицу). С другой стороны, *C. kzyl-kumi* Pavl. (Александрова и Сосков, 1969) из Кызылкумов и *C. pulcherrimum* Pavl. из Центральных Каракумов, близкие к *C. setosum*, диплоиды, что подтверждает в некоторой степени географическую определенность форм *C. setosum* с различной плоидностью. Никаких иных различий между диплоидными и тетраплоидными формами этого вида установить не удалось.

В секции *Medusa* к диплоидам относятся как виды с мягкими щетинками, так и виды с жесткими и очень жесткими щетинками плодов (*C. arborescens* Litv., *C. murex* Bunge). Сделанное ранее предположение о возможной корреляции между тетраплоидностью и жесткостью щетинок плода не подтвердилось (Александрова и Сосков, 1969).

В роде жузгун наряду с огромной внутривидовой изменчивостью видов выявился значительный полиморфизм, возникший в результате мощных гибридизационных процессов. Недавно Е. Г. Бобров (1963) высказал предположение о возможной гибридной природе исключительного полиморфизма рода жузгун. Сокращение Аралокаспийского бассейна и освобождение обширных свободных территорий создали, по Е. Г. Боброву, условия, благоприятствующие гибридизации ранее разобщенных видов. В условиях пустынь с постоянно изменяющимся рельефом поверхности создаются в свою очередь экологические ниши, которые могут быть использованы без особой конкуренции гибридными особями.

Гибридизация в роде жузгун происходит обычно между видами разных секций, ареалы которых обычно совмещены и которые произрастают в условиях, часто мало отличающихся по их экологии.

Гибридизационные процессы между *Calligonum acanthopterum* и *C. caput-medusae* вокруг Аральского моря и в Муюнкумах очень напоминают тип гибридизации, известный под названием «интрогрессивной» (Anderson, 1949, 1953; Бобров, 1963). Их популяции местами состоят почти нацело из гибридных форм, сам процесс происходит на огромной территории, недавно высвободившейся из-под воды в результате сокращения Аралокаспийского бассейна.

Часть образцов 1-й группы секции *Pterococcus* совсем неожиданно оказалась тетраплоидами (2n=36). Сразу можно было подумать, что выявлен полиплоидный ряд в этой группе. Тщательное изучение морфологических признаков исходного материала показало, что эти тетраплоидные образцы имеют или окраску околоцветника, переходную от белой к красной, или сочетание признаков удвоенной зубчатости края крыла с простыми выростами на поверхности крыла. Особи, у которых последние 2 признака встречаются по отдельности, являются диплоидными и не относятся к гибридам. Эти признаки очень характерны для одного из родителей этих гибридов. — *C. acanthopterum* Borszcz. Данный вывод подтвердился изучением этих гибридов в потомстве (Кабулов и др., 1969).

Образцы гибридов, у которых хорошо выражены и крылья, и ветвистые щетинки, отнесены к секции *Calligonum*. Большинство из них являются производными от скрещивания *C. acanthopterum* Borszcz. (sect. *Calligonum*) с *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge (sect. *Pterococcus*) или с *C. caput-medusae* Schrenk (sect. *Medusa*). Все изученные на числа хромосом образцы гибридов оказались тетраплоидными, если даже при скрещивании участвовал диплоидный вид *C. leucocladum*.

Таким образом, при скрещивании диплоидных и тетраплоидных видов жузгунов, в условиях естественного произрастания получаются обычно тетраплоидные гибриды.

Триплоидные растения в силу их неплодовитости, видимо, выпали из нашего поля зрения, так как нами изучались проростки семян. Аналогичная закономерность была отмечена ранее при гибридизации диплоидных и тетраплоидных видов картофеля (Ивановская, 1941), овса (Лесик, 1950), люцерны (Синская, 1941, 1950, 1963; Борковская, 1953, 1957; Синская и др., 1969). Во всех этих родах среди гибридов, полученных от скрещивания диплоидных и тетраплоидных видов, преобладали в первом поколении тетраплоиды. Е. Н. Синская (1941, 1950) пыталась объяснить это явление неправильностью мейоза, в результате чего появляются отдельные нередуцированные диплоидные пыльцевые зерна, которых при массовом опылении достаточно для избирательного оплодотворения ими нормальных яйцеклеток.

С этим явлением не вяжется один нам известный факт диплоидности гибрида *C.*×*muravljanskyi* Pavl. (Александрова и Сосков, 1969), происходящего от скрещивания тетраплоидного *C. acanthopterum* и диплоидного *C. leucocladum* в Южном Таджикистане, где единичные особи первого вида росли в сообществе часто встречающихся экземпляров второго вида. Вполне возможно, что единичные особи тетраплоидов в зарослях диплоидов при повторных скрещиваниях могут давать преимущественно диплоидные гибриды.

Из всех изученных видов жузгунов лишь один вид *C. polygonoides* L. оказался гексаплоидом (2n=54). Интересно, что среди интрогрессивных гибридов между тетраплоидными *C. acanthopterum* и *C. caput-medusae* на территории пустынь Средней Азии иногда встречаются особи, не отличимые как по величине, так и по форме плода от типичнейших особей *C. polygonoides*. Высокая плоидность этого вида и крайне жесткие условия обитания в щебнисто-песчаных пустынях Иранского нагорья дают возможность предположить, что *C. polygonoides* когда-то произошел от интрогрессивных гибридов между *C. acanthopterum* и *C. caput-medusae* путем последующего удвоения у них числа хромосом и занятия ими самостоятельного ареала.

Выводы

1. Определены числа хромосом у 117 образцов, относящихся к 42 известным видам и 6 новым гибридам рода *Calligonum* L., 31 не определившихся образцов отнесены к 29 новым видам, от описания которых авторы воздерживаются. Из 42 видов впервые указываются числа хромосом для 24 видов.

2. Из 42 видов 21 являются диплоидами (2n=18), 26 — тетраплоидами (2n=36) и 1 вид — гексаплоидом (2n=54). Основное число x=9.

3. В секции *Pterococcus* (Pall.) Endl. все виды подразделены на 3 большие однородные морфолого-географические группы, которые являются, по Ю. Д. Соскову (1968), полиморфными видами. Все виды первой группы

оказались диплоидами (2n=18) и все виды второй и третьей групп — тетраплоидами (2n=36).

4. Неожиданная тетраплоидность ряда образцов первой группы секции *Pterococcus* обратила на себя внимание и помогла установить их гибридную природу и связь ее с определенными признаками. Представляется доказанной возможность происхождения гексаплоидного вида *Calligonum polygonoides* L. от межсекционных гибридов между тетраплоидными видами *C. acanthopterum* Borszcz. и *C. caput-medusae* Schrenk.

5. Для вида *Calligonum setosum* Litv. установлен полиплоидный ряд (2n=18 и 2n=36).

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Л. А. и Ю. Д. Сосков. (1969). Хромосомные числа видов рода *Calligonum* L. в связи с систематикой рода. Бот. ж., 54, 2 : 196—201. — Байтенов М. Б. и Н. В. Павлов. (1960). Род Жузгун — *Calligonum* L. Флора Казахстана, 3 : 118—147. — Бобров Е. Г. (1963). Состояние и перспективы изучения отечественной флоры. Бот. ж., 48, 12 : 1729—1740. — Болховских З. В., В. Г. Гриф, О. И. Захарьева, Т. С. Матвеева. (1969). Хромосомные числа цветковых растений : 577—578. — Борковская В. И. (1953). Дикорастущие люцерны горных районов Дагестанской АССР. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 30, 2 (Кормовые культуры) : 156—163. — Борковская В. И. (1957). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 30, 3 (Памяти И. В. Мичурина) : 143—153. — Годвинский М. И. (1961). Новые виды рода *Calligonum* L. из Казахстана. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 11 : 178—202. — Дробов В. П. (1941). Новые виды родов *Salix* L. и *Calligonum* L. Бот. матер. Герб. Бот. инст. Узб. фил. АН СССР, 3. — Жуковский П. М. (1970). Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и для селекции. Бот. ж., 55, 3 : 364—368. — Ивановская С. В. (1941). Цитологический анализ гибридов диплоидных видов картофеля с тетраплоидными. ИАН СССР, отд. биол. наук, 1 : 21—33. — Кабулов С. К., Ю. Д. Сосков и Д. У. Уразбаев. (1969). Изменчивость плодов *Calligonum cristatum* Pavl. в культуре. ИАН Туркменск. ССР, сер. биол. наук, 2 : 75—79. — Лесик Ф. Л. (1950). Мичуринский метод смеси пыльцы в селекции овса. Селекция и семеноводство, 12 : 35—37. — Литвинов Д. И. (1913). Новые формы *Calligonum* из Туркестана. Тр. Бот. музея имп. АН, 11 : 50—60. — Меньшикова Е. А. (1964). Анатомическая и кариологическая характеристика семейства гречишных. Автореф. канд. дисс., Пермь. — Павлов Н. В. (1936). Род Жузгун — Gen. *Calligonum* L. Флора СССР, 5 : 527—594. — Синская Е. Н. (1941). Межвидовая гибридизация у люцерны. Вестн. гибридизации, 1 : 85—91. — Синская Е. Н. (1950). Люцерна — *Medicago* L. Культурная флора СССР, 13 : 129. — Синская Е. Н. (1963). Проблема популяций у высших растений : 71—88. — Синская Е. Н., Н. В. Шарапова, А. А. Филатенко. (1969). К познанию популяций дикорастущей люцерны Западного Казахстана. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 40, 2 : 96—117. — Сосков Ю. Д. (1968). Использование закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. Бот. ж., 53, 4 : 470—479. — Anderson E. (1949). Introgressive hybridisation. — Anderson E. (1953). Introgressive hybridization. Biol. Rev., 28, 3 : 280—307. — Pavlov N. V. (1933). Specierum et varietatum novarum generis *Calligonum* Florae Rossicae descriptiones. Fedde, Repertorium sp. nov., 33 : 144—158.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
и
Всесоюзный
научно-исследовательский
институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

(Получено 3 V 1971).

УДК [581.526.53+581.526.54] : (282.247.33)

Т. И. Абрамова

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЛОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ СТЕПНОЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА РЕКИ ДОН В РОСТОВСКОЙ И ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТЯХ

С 7 рисунками

T. I. ABRAMOVA. VEGETATION OF CRETACEOUS BARINGS IN THE STEPPE PART OF THE RIVER DON BASIN IN ROSTOV AND VOLGOGRAD DISTRICTS

В статье приводится характеристика флоры и растительности меловых обнажений в степной части бассейна р. Дон в пределах Ростовской и Волгоградской областей. Дается районирование меловой растительности этой территории и выделяются экологические и эколого-генетические группы меловой растительности.

Площадь распространения меловых обнажений, т. е. выходов мела, вполне или почти лишенных темноокрашенного почвенного слоя в степной части бассейна р. Дона в пределах Ростовской и Волгоградской областей, довольно велика (примерно 50 000 га). Выходы мела представлены ярусами разного возраста (от сеномана до датского) и состоят из известняков, мергелей и писчего мела. Обнажения писчего мела, явившиеся предметом нашего изучения, по своему происхождению весьма различны. В. Н. Сукачев (1904), В. А. Дубянский (1903, 1905), В. И. Талиев (1904, 1905), Т. И. Попов (1938) и другие выделяли древние («первичные»), возникающие под влиянием текучей воды и процессов эрозии, и молодые («вторичные») обнажения мела, связанные с деятельностью человека.

Растительность меловых обнажений изучаемой территории (в отличие от меловых выходов Центральночерноземных областей и Украинской ССР) слабо изучена: по различным районам имеются лишь отдельные сведения, а систематических и обобщающих работ нет. Основной целью настоящей работы явилось восполнение этого пробела.

Выходы мела приурочены преимущественно к высоким правым берегам речных долин, где они имеют большую протяженность, а также к овражно-балочной сети, со значительными выходами мела по балкам, удаленным от берега реки иногда на несколько километров. Наиболее крупные обнажения писчего мела встречаются по правому берегу р. Дона (между станицами Казанской и Вешенской, в окрестностях станицы Мелоклетской, в районе Трехостровянской петли Дона), а также по притокам Дона (Хопру, Медведице, Иловле, Голубой) и по берегам Северного Донца и его притоку р. Полной.

Сочетание специфических микроклиматических и почвенных условий со сложным историческим прошлым привело к формированию на обнажениях мела своеобразных растительных группировок, которые резко отличаются от зональной растительности.

Растительность меловых обнажений разными авторами относится либо к типу нагорно-ксерофильной растительности (Литвинов, 1927; Смирнов, 1934; Семенова-Тян-Шанская, 1954; Голицын, 1962, 1965, и др.), либо к типу тимьянников (Высоцкий, 1915; Козо-Полянский, 1931; Лавренко, 1959, 1961, 1964, и др.).

Наши исследования (1964—1968 гг.) показали различие в характере растительности меловых обнажений отдельных территорий в степной части донского бассейна, что позволило выделить здесь 11 районов меловой растительности (рис. 1).

Особенностью сообществ меловой растительности является слабовыраженная взаимосвязь между отдельными растениями, по крайней мере в надземных их частях, что заставляет именовать их общим термином — растительные группировки.

Очень часто эти группировки носят фрагментарный характер, при котором отдельные участки микросообществ прерываются выходами чистого мела. Особенно это заметно в строении инициальных (пионерных) группировок, которые по мере усиления почвообразовательного процесса сменяются более сложными сообществами, где взаимовлияние между отдельными растениями выражены достаточно ясно.

Меловая растительность состоит из сообществ, дающих четкие серийные ряды, отвечающие разной степени плотности и задернения мелового субстрата. Растительные группировки на больших площадях отличаются четким доминированием отдельных видов растений, благодаря чему эти группировки очень удобно объединять в формации. Это дает возможность дифференцировать меловую растительность, поскольку доминирование того или иного вида связано с определенными экологическими условиями, литологическим составом пород, а также со степенью почвообразовательного процесса.

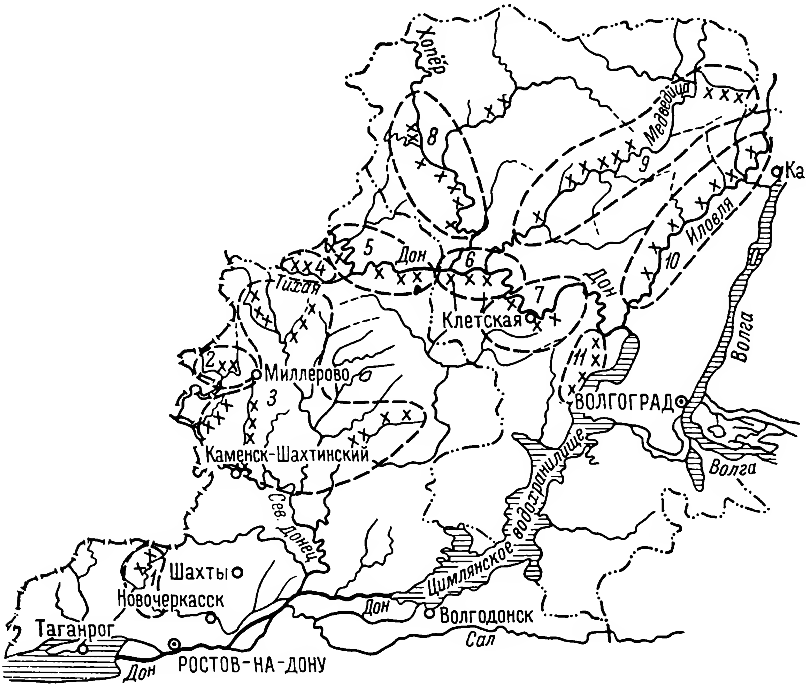


Рис. 1. Районы меловой растительности и основные пункты исследований на территории Ростовской и Волгоградской областей в пределах степной части донского бассейна.

x — основные пункты исследований; — — — границы районов меловой растительности. **Районы:** *1* — Тузловский, *2* — Волошинский, *3* — Калитвенско-Глубокинский, *4* — Мешковский, *5* — Верхнедонской, *6* — Серафимовический, *7* — Клетско-Донской, *8* — Хоперский, *9* — Медведицкий, *10* — Иловлинский, *11* — Голубинский.

На обнажениях мела в степной части бассейна Дона на территории Ростовской и Волгоградской областей можно выделить 45 формаций, из которых 26 имеют очень малое распространение и состоят из одной или двух группировок. В остальных 19 более распространенных формациях можно выделить группировки, отличающиеся по составу содоминантных и сопутствующих видов, но общих по доминантным видам. Полидоминантные сообщества встречаются крайне редко и обычно знаменуют собой переходы между отдельными звеньями серийного ряда.

Распространение и состав формаций растительности меловых обнажений бассейна Дона свидетельствует о своеобразии зарастания меловых субстратов в пределах отдельных районов меловой растительности. Так оказалось, что нет ни одной формации, которая встречалась бы на обнажениях мела во всех выделенных нами районах меловой растительности. Наиболее распространенными являются формации с доминированием

Hyssopus cretaceus (рис. 2), *Artemisia salsoloides* и *Thymus cretaceus* (рис. 3). Довольно часто встречаются группировки с доминированием *Pimpinella titanophila* и *Plantago salsa.*

Некоторые формации, имея ограниченное, локальное распространение, характеризуют отдельные районы меловой растительности. Например, *Matthiola fragrans* образует формации только в Иловлинском (рис. 4), *Genista tanaitica* — Голубинском (рис. 5) *Silene cretacea* (рис. 6) и *Lepidium meyeri* (рис. 7) — Верхнедонском районах меловой растительности.

По характеру приуроченности к субстрату наиболее распространенные формации были объединены нами в 5 групп: формации на плотном мелу, формации на рыхлом мелу с неразвитыми почвами, формации на рыхлом мелу с началом накопления гумуса, формации на рыхлом мелу с мелкоземистыми слаборазвитыми почвами черноземного типа и формации на меловых намывах у подножия склонов и шлейфах наноса.

Наиболее распространенными и характерными группировками на плотном мелу являются группировки с доминированием *Artemisia salsoloides*, *Hedysarum cretaceum* (рис. 5), *Plantago salsa*, причем группировки с преобладанием первых двух видов нередко встречаются и на других меловых субстратах. Реже на плотном мелу встречаются группировки с господством *Artemisia hololeuca* (рис. 3) и *Lepidium meyeri.*

Пионеры зарастания рыхлых обнажений мела с неразвитыми почвами формации с доминированием *Hyssopus cretaceus*, *Pimpinella titanophila*, *Gypsophila altissima* и *Atraphaxis frutescens*, а на рыхлом мелу с началом накопления гумуса — *Thymus cretaceus* и *Thymus calcareus.*

Самыми распространенными формациями на мелах с мелкоземистыми слаборазвитыми почвами черноземного типа являются формации, где доминантами выступают *Juniperus sabina* и *Thymus calcareus.* На меловых намывах у подножия склонов и шлейфах наноса наиболее характерны группировки с господством *Artemisia monogyna* и *Eurotia ceratoides.*

С изменением литологического состава материнских пород и условий местообитания в сообщества меловой растительности внедряются различные петрофильные виды и заходят виды смежных с меловыми обнажениями сообществ. При хозяйственном воздействии наблюдается значительное распространение на мелах сорняков, которые в хорошо сохранившихся меловых сообществах, как правило, отсутствуют.

Флористический состав меловой растительности весьма неоднороден. Все виды меловой флоры исследованной территории (всего зарегистрировано здесь 413 видов) можно объединить в 11 эколого-ценотических групп: опушечно-лесные и лесные, луговые, лугово-степные, степные, пустынно-степные, псаммофиты, эврипетрофиты, факультативные меловики, облигатные меловики, галофиты и сорные растения.

Наиболее многочисленной по видовому составу оказалась группа степных видов (25.2%), что объясняется расположением меловых обнажений на территории степной зоны. Заметное влияние на состав меловой флоры здесь оказывает и близость лесостепи, это подтверждается значительным участием в этой флоре опушечно-лесных и лугово-степных растений, составляющих вместе 16.6% от общего количества видов. Основное обилие этих видов отмечается в более северных районах и, особенно, в Верхнедонском. Это связано не только с близостью лесостепи, но и с характером меловых обнажений, которые здесь связаны преимущественно с высокими берегами долины Дона и контактируют непосредственно с донскими лугами. Значительное участие этих более мезофильных групп отмечается и ниже по течению Дона, вплоть до Клетско-Донского района. Большое место занимают эти виды и в Хоперском районе, где меловые обнажения также связаны с высокими берегами Хопра. Гораздо меньшее влияние на флору меловых обнажений оказывают сухие степи (пустынно-степные виды составляют только 2.2% от общего количества видов).

Однако, хотя в количественном отношении на обнажениях мела и преобладают степные виды, но главная роль в образовании растительной

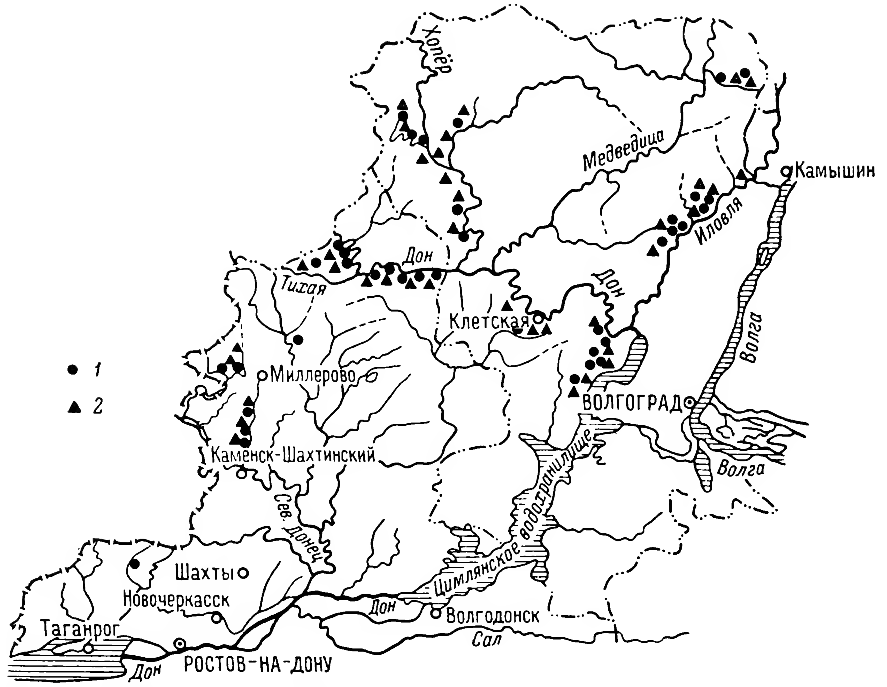


Рис. 2. Распространение *Scrophularia cretacea* Fisch. (*1*) и *Hyssopus cretaceus* Dub. (*2*).

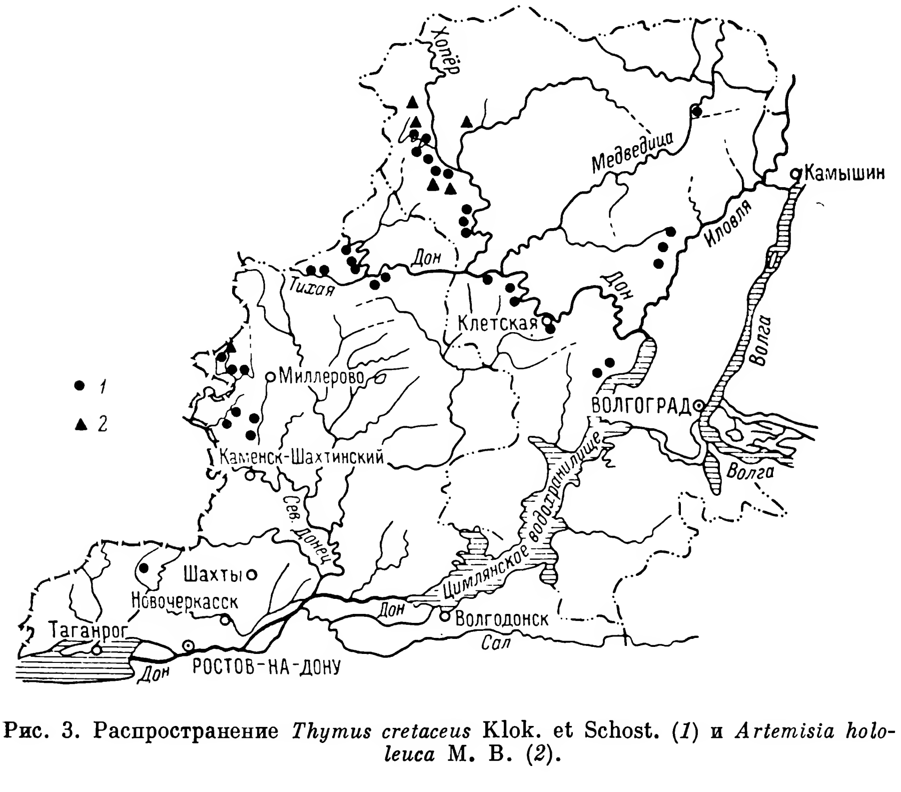


Рис. 3. Распространение *Thymus cretaceus* Klok. et Schost. (*1*) и *Artemisia hololeuca* M. B. (*2*).

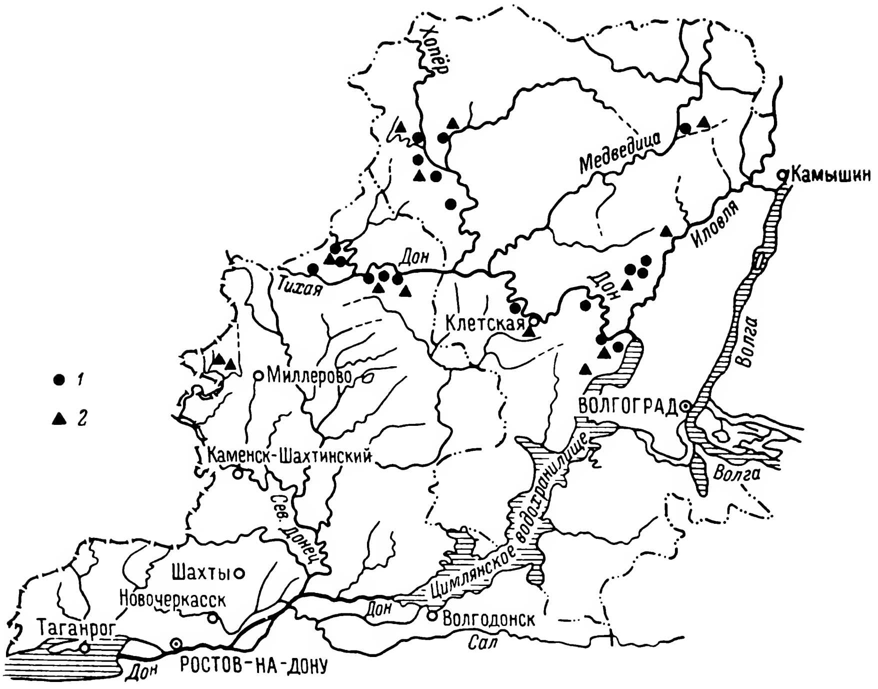


Рис. 4. Распространение *Matthiola fragrans* Bunge (*1*) и *Linaria cretacea* Fisch. (*2*).

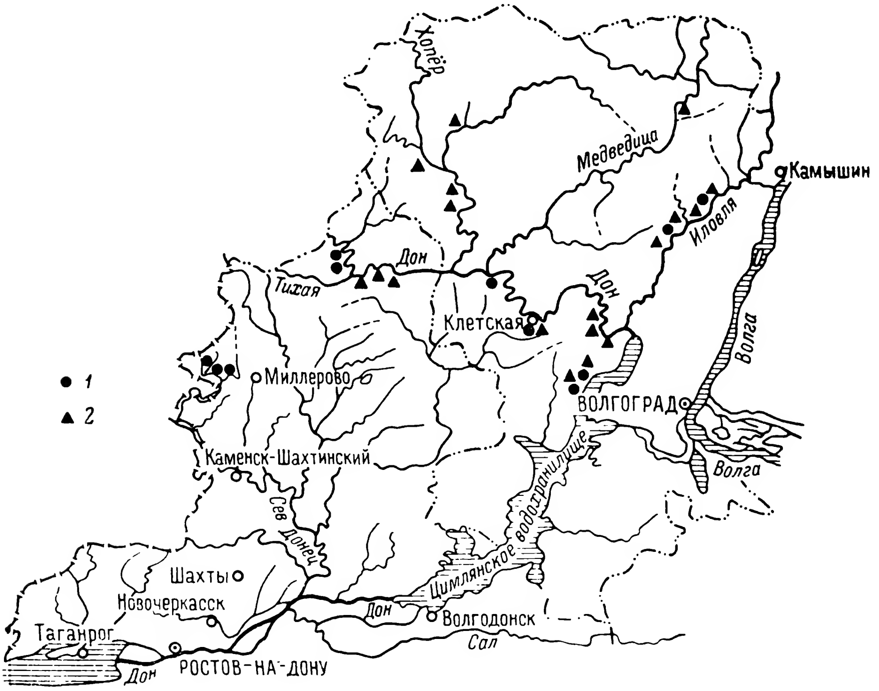


Рис. 5. Распространение *Genista tanaitica* Smirn. (*1*) и *Hedysarum cretaceum* Fisch. (*2*).

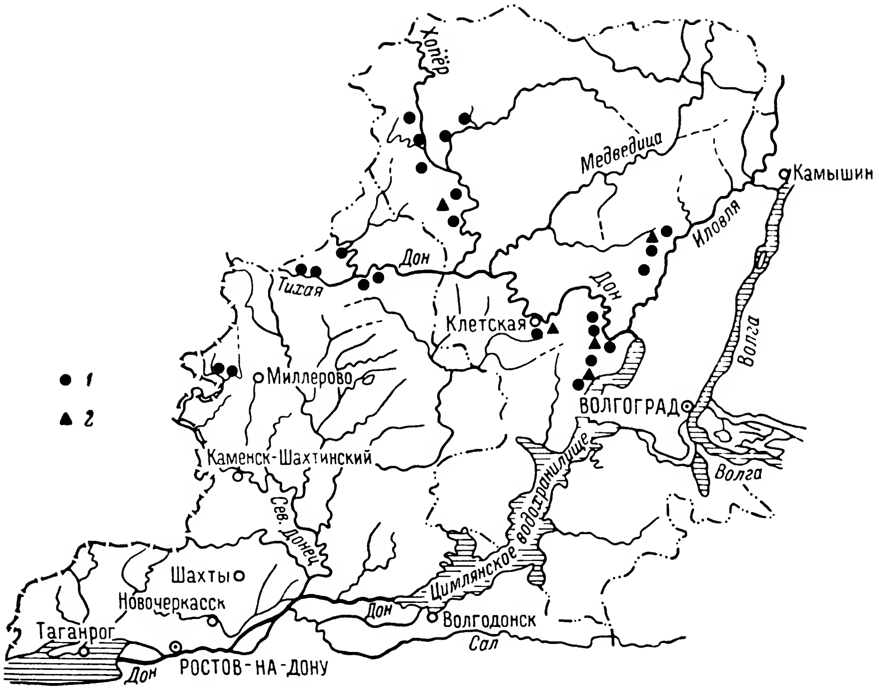


Рис. 6. Распространение *Silene cretacea* Fisch. (*1*) и *Polygala cretacea* Kotov (*2*).

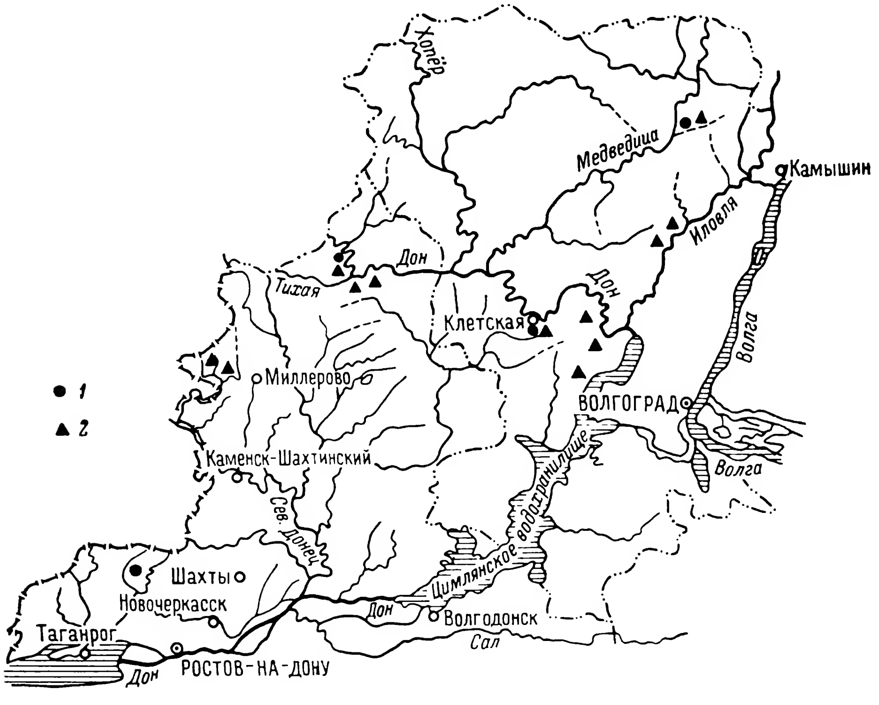


Рис. 7. Распространение *Diplotaxis cretacea* Kotov (*1*) и *Lepidium meyeri* Claus (*2*).

массы в составе меловых сообществ принадлежит эврипетрофитам, факультативным меловикам и, особенно, группе облигатных меловиков. Намечается 6 районов повышенной концентрации облигатных меловиков: Волошинский, Верхнедонской, Клетско-Донской, Хоперский, Иловлинский и Голубинский, где количество облигатных меловиков колеблется от 11 до 15 видов. Общими для всех этих районов являются *Hyssopus cretaceus*, *Scrophularia cretacea* (рис. 2), *Silene cretacea*, *Linaria cretacea* (рис. 4), *Thymus cretaceus*, *Erysimum cretaceum*. Ряд других видов дифференцирует эти районы. Так, *Artemisia hololeuca* встречается только в Волошинском и Хоперском районах, *Lepidium meyeri* и *Genista tanaitica* отмечены во всех районах, кроме Хоперского. *Hedysarum cretaceum* отсутствует в Волошинском районе. Только в Клетско-Донском районе встречается *Serratula tanaitica* и только в Голубинском — *Stipa cretacea*. Эти районы изобилуют древними выходами мела на дневную поверхность.

Все виды облигатных меловиков относятся к эндемичному типу геоэлемента, из которых 2 вида (*Matthiola fragrans* и *Hyssopus cretaceus*) имеют наиболее обширный ареал, охватывающий бассейны трех рек, — Днепра, Волги и Дона — и 1 вид (*Erucastrum cretaceum*) — эндем Крыма, бассейна Днепра и Дона. Восточную группу составляют эндемы бассейна Волги и Дона — 7 видов (*Hedysarum cretaceum*, *Diplotaxis cretacea* (рис. 7), *Linaria cretacea*, *Scrophularia cretacea*, *Lepidium meyeri*, *Silene cretacea*). Более узко распространены и встречаются только в бассейне Дона — 9 видов (*Artemisia hololeuca*, *Asperula tephrocarpa*, *Erysimum cretaceum*, *Festuca cretacea*, *Genista tanaitica*, *Koeleria talievii*, *Polygala cretacea* (рис. 6), *Serratula tanaitica*, *Thymus cretaceus* и, наконец, 1 вид, *Stipa cretacea*, является узким эндемом бассейна р. Голубой.

Принимая во внимание эколого-генетическую неоднородность флористического состава меловой растительности, можно выделить несколько групп растений, различных по происхождению.

1. Древняя группа меловых растений, возможно, реликтов третичного возраста (Голицын, 1965). Небольшая по числу, но очень характерная группа облигатных меловиков, корни которой уходят к древнесредиземноморским центрам развития флоры, обнаруживает более или менее близкие восточные связи (*Artemisia hololeuca*, *Lepidium meyeri*, *Linaria cretacea*, *Hedysarum cretaceum* (рис. 5), *Silene cretacea*, *Scrophularia cretacea* и *Matthiola fragrans*).

2. Группа «иссоповой флоры» Средиземноморья, представленная более молодыми эндемичными формами, сосредоточенными почти исключительно в бассейне Дона (*Erysimum cretaceum*, *Festuca cretacea*, *Koeleria talievii*, *Serratula tanaitica*, *Genista tanaitica*, *Polygala cretacea*, *Thymus cretaceus*, *Asperula tephrocarpa*, эндем бассейна р. Голубой — *Stipa cretacea* и более широко распространенные в бассейне Волги и Дона — *Hyssopus cretaceus*, *Diplotaxis cretacea*, *Jurinea cretacea* и в Крыму — *Erucastrum cretaceum*). Почти все эти виды обнаруживают связи с западным крылом Древнего Средиземья, со странами, примыкающими к современному бассейну Средиземного моря.

3. Группа петрофильных и степных видов, преимущественно понтического геоэлемента, часто встречающихся на мелах и входящих как обычные компоненты в состав меловой растительности. Обширная группа видов, являющаяся резервом для образования экологических рас и эдафически викарных форм в составе меловой растительности. Среди них такие широко распространенные виды, как *Artemisia salsoloides* и *Onosma simplicissimum*.

4. Немногочисленная группа мезофильных светлоопушечных растений, связанных миграционно с березняковой исторической свитой растительности.

5. Группа луговых растений разной экологии, относящихся преимущественно к голарктическому, евразиатскому и европейскому типам геоэлементов. Многочисленные виды, чаще всего заходящие на мелы в эко-

логически подходящих условиях (*Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus* и др.).

6. Степняки широкого ареала (преимущественно номадийского типа геоэлементов), изредка заходящие на мелы в подходящих условиях. Ряд видов этой группы (*Festuca sulcata* и *Stipa capillata*) являются доминантами в сообществах, переходных к каменистым степям.

7. Восточные мигранты, относящиеся к геоэлементам, тяготеющим к туранскому (область пустынь Евразии), немногочисленные более молодые включения в составе меловой растительности; некоторые из них в отдельных районах доминируют в отдельных группировках (*Atraphaxis frutescens*, *A. spinosa*).

8. Многочисленная группа разных по происхождению сорных растений, связанных на мелах с нарушенными местообитаниями. Среди них различные сорняки гумидных центров (евразиатский, голарктический, европейский тип геоэлементов) и аридных центров (номадийский, субсредиземноморский и тяготеющие к иранскому типы геоэлементов).

Наличие разных по возрасту групп эндемов говорит о хронологически неодновременном формировании меловой флоры на изучаемой территории.

Высокий процент эндемичных форм в донском бассейне с несомненностью свидетельствует о наличии южнорусского центра формирования меловой растительности. О самостоятельности южнорусского мелового центра говорит также С. В. Голицын (1965). Отсутствие в бассейне Волги перечисленных выше эндемов Дона вполне подтверждает это положение, хотя южнорусский меловой центр и связывается с Поволжским центром через Калачскую возвышенность и в дальнейшем возможно расселение наших меловиков и в бассейне Волги.

Виды меловой флоры существуют в крайне своеобразных условиях и многие стороны их организации, как следствие этих условий, практически могут быть важны для решения ряда вопросов народного хозяйства, прежде всего для дальнейшего расширения агролесомелиоративных мероприятий по борьбе с эрозией, которая сильно развита на территории нескольких районов области исследований (Чертковский, Верхнедонской, Вешенский районы Ростовской области и Клетский район Волгоградской области).

Необходимо срочно принять меры к сохранению самобытной меловой растительности, особенно в районе Голубовских хуторов (бассейн р. Голубой в Волгоградской области) и по р. Дону между станицами Казанской и Мигулинской (в Ростовской области), где сохранилось значительное количество редких и эндемичных видов растений. Здесь следует организовать особые заказники.

ЛИТЕРАТУРА

Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикладной ботанике, 8. — Голицын С. В. (1962). На мелах нашего юга. В сб.: Наш край. — Голицын С. В. (1965). Сниженные Альпы и меловые иссопники Среднерусской возвышенности. — Дубянский В. А. (1903). О характере растительности меловых обнажений по исследованиям в Воронежской губернии. Изв. СПб. бот. сада, 3, 3. — Дубянский В. А. (1905). Характер растительности меловых обнажений в бассейне реки Хопра. Изв. СПб. бог. сада, 5, 3. — Козо-Полянский Б. М. (1931). В стране живых ископаемых. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения, 1. — Лавренко Е. М. (1961). О развитии некоторых ценотических типов флоры Древнего Средиземья в связи с альпийским орогенезом. Тр. Ташкентск. унив., 38, 187. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительности. Изв. АН СССР, сер. 1. — Литвинов Д. И. (1927). О некоторых ботаникогеографических соотношениях в нашей флоре. — Попов Т. И. (1938). К вопросу о происхождении растительности меловых обнажений юго-востока европейской части СССР. Изв. ГГО, 20, 1. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1954). Биология растений и динамика растительности меловых обнажений по реке Деркул. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 9. — Смирнов Л. А. (1934). О флоре меловых выходов в Заволжье. Бюлл. МОИП, 43, 1. — Сукачев В. Н. (1904). Растительность самых южных меловых обнажений по реке Дон. Бюлл. СПб. бот. сада, 4. — Талиев В. И. (1904). Растительность меловых обнажений Южной России. Тр.

Общ. испытат. природы при Харьковск. унив., 39, 1. — Талиев В. И. (1905). Растительность меловых обнажений Южной России. Тр. Общ. испытат. природы при Харьковск. унив., 40, 2.

Ростовский
государственный университет,
Ростов-на-Дону.

(Получено 7 III 1972).

УДК [581.48+581.84] : 582.796

М. И. Савченко и П. И. Дмитрашко

СТРОЕНИЕ СЕМЕНИ У *SIDA HERMAPHRODITA* RUSBY

С 6 рисунками

M. I. SAVCHENKO AND P. I. DMITRASHKO. SEED STRUCTURE IN *SIDA HERMAPHRODITA* RUSBY

В работе излагаются результаты исследования морфологии и анатомического строения семени (семенной кожуры, эндосперма и зародыша) сиды обоеполой. На основании этих данных выявлена взаимосвязь высокой степени дифференциации семенной кожуры с хорошо выраженной дифференциацией зародыша. Установлено, что основной особенностью строения зародыша, определяющей затем строение оси проростка (гипокотиль — корень), является сильное развитие в семядолях прокамбиальных тяжей, а также материнских клеток мета- и экзархной протоксилемы в зародышевом корешке и гипокотиле. Тетрархный тип строения стелы корня проявляется уже в зародыше. В результате сопоставления признаков строения семени сиды с признаками строения семян других мальвовых (по данным литературы) выявлены характерные особенности, присущие семенам этого семейства. Сделано заключение, что выраженная дифференциация зародыша сиды обоеполой несомненно обеспечивает быстрое развитие ее проростка.

Сида обоеполая *Sida hermaphrodita* Rusby или виргинская мальва — двудольное травянистое растение из сем. *Malvaceae*, в диком состоянии произрастает в юго-восточной части Северной Америки. Интродукция ее в СССР вызвала необходимость систематического изучения и хозяйственной оценки ее в различных республиках Советского Союза. Опыты по выращиванию сиды обоеполой в природных условиях юга Украины, начатые в 1955 г., показали перспективность ее как лубо-волокнистого, кормового и силосного растения, а также медоносного и как сырья для целлюлозно-бумажной промышленности.

Сида обоеполая (далее для краткости «сида») обладает способностью размножаться как вегетативно, так и семенами. Введение ее в культуру вызвало необходимость изучения вопросов семенного размножения и биологии семян. Поэтому мы и поставили перед собой задачу в первую очередь изучить строение и развитие семени сиды, в частности зародыша на материнском растении, и завершение этих процессов в семенах уже после диссеминации.

Материалом для исследования послужили семена, взятые на разных стадиях развития, изучение строения их проводилось по общепринятой методике, указанной в ряде работ (Александров и Савченко, 1951; Василевская, 1961; Кондратьева-Мельвиль, 1969). Рисунки изготовлялись с помощью рисовального аппарата РА-4.

Семена сиды мелкие, гладкие, почковидной формы, с небольшими впадинами по бокам. По окраске они сильно варьируют от светло-коричневых и светло-серых до темно-коричневых и темно-серых. Каждое семя в среднем весит 3.5 мг.

Семяпочка яйцевидная, анатропная, крассинуцеллятная, двухпокровная. Центральную часть ее занимает нуцеллус, окруженный двумя интегументами — наружным и внутренним. После оплодотворения начинается интенсивное развитие эндосперма и зародыша, а также рост интегументов за счет деления клеток и увеличения их объема (Александров и Савченко, 1951; Савченко, 1973). Анатропная семяпочка в результате этих процессов меняет свою форму и становится кампилотропной. Такая форма сохраняется и у семени до полного его созревания. Наружный интегумент состоит из 3—5 слоев, а внутрений из 5—6 слоев целлюлозных паренхимных клеток и эпидермиса, покрытого тонким слоем кутикулы (рис. 1). Клетки эпидермиса изодиаметрические, с густым содержимым и крупными ядрами. На ранней стадии развития в клетках интегументов происходит накопление капель масла и крахмала, количество которых к моменту созревания семени постепенно уменьшается. В клетках наружного интегумента встречаются дубильные вещества. Во внутреннем интегументе они образуются в полости клеток наружного эпидермиса и в расположенных под ним двух слоях клеток паренхимы.

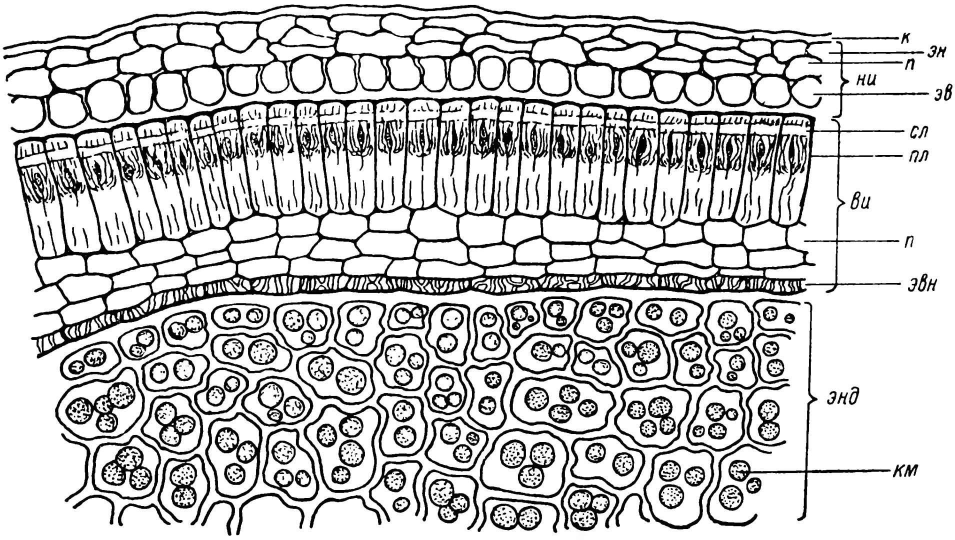


Рис. 1. Участок поперечного разреза семенной кожуры *Sida hermaphrodita* Rusby.

ни — ткани производные наружного интегумента: *к* — кутикула; *эн* — наружный эпидермис; *п* — паренхима; *эв* — внутренний эпидермис; *ви* — ткани производные внутреннего интегумента: *пл* — палисадный слой; *сл* — световая линия; *п* — паренхима; *эвн* — внутренний эпидермис (эндокарп); *энд* — эндосперм; *км* — капли масла.

Дубильные вещества постепенно накапливаются к моменту созревания семени, в полостях клеток обоих интегументов, за исключением внутреннего эпидермиса, появляется пигмент коричневого цвета. Образование пигмента непосредственно связано с наличием дубильных веществ в клетках, так как в клетках, не содержащих дубильные вещества, пигмент не появляется. Как отмечает А. В. Попцов (1928, 1952, 1953), пигментация содержимого клеток происходит при окислении дубильных веществ и превращении их в недеятельные флабофены. В это время клетки теряют воду и уплотняются.

Дифференциация интегументов в слои семенной кожуры у сиды начинается в фазе эмбриогенеза. Наступают глубокие цито-анатомические изменения тканей интегументов, и уже к моменту созревания семени этот процесс заканчивается полностью.

Строение семенной кожуры у мальвовых интересовало многих исследователей. Еще в 1893 г. Гиньяр (Guignard, 1893) описал общие черты строения и развития семенной кожуры у некоторых видов *Malvaceae*. В ряде работ (Netolitzky, 1926; Reeves a. Valle, 1932; Reeves, 1935, 1936; Райкова и Канаш, 1936; Власов и Пащенко, 1960, и др.) имеются, хотя и недостаточно полные, сведения по строению и развитию семенной кожуры у мальвовых.

По данным литературы и нашим исследованиям сиды стало очевидным, что семяпочка, в особенности ее интегументы, имеет много общих черт строения, характерных для большинства представителей мальвовых, однако дальнейшая дифференциация их в семенную кожуру у разных родов различна. Различие это связано с различием в интенсивности разрушения клеток; в степени склерофикации и распределении механических клеток; в отложении красящих веществ и т. д.

В зрелом семени верхний эпидермис семенной кожуры состоит из крупных, частично сдавленных целлюлозных клеток, покрытых тонким слоем кутикулы. Характерной чертой эпидермиса является отсутствие межклетников и устьиц, клетки его плотно сомкнуты друг с другом, в основном изодиаметрические, но встречаются и слегка тангентально вытянутые. Под эпидермисом располагается 2—3 ряда паренхимных извилистых клеток. Внутренний эпидермис наружного интегумента претерпевает значительные изменения. По форме и размерам клетки его одинаковые, квадратные, нижние стенки их сильно утолщенные и одревесневшие. Клетки эпидермиса и паренхимы содержат пигмент коричневого цвета, обусловливающий окраску семени. Все описанные выше ткани представляют собой производные наружного интегумента семяпочки.

Верхний эпидермис внутреннего интегумента дифференцируется в твердый палисадный слой, состоящий из сильно вытянутых в длину клеток, имеющих в верхней части очень маленькую полость и хорошо выраженную слоистость стенок. Снаружи слой палисадных клеток покрыт сравнительно тонким слоем кутикулы. В верхней части эти клетки пересекаются сплошной световой линией, которая проходит через всю кожуру; она представляет собой особенно плотную зону оболочки, более прозрачную и обладающую бóльшим двойным лучепреломлением, чем остальная часть клеточной оболочки (Эсау, 1969). Природа и функция световой линии остаются до сих пор неясными.

Несмотря на то что палисадный слой семенной кожуры у мальвовых не самый верхний, все же, как указывает Попцов (1928), он препятствует быстрому набуханию семян. Под этим слоем залегает 3—4 слоя тонкостенных паренхимных клеток, которые в незрелом семени содержат питательные вещества. При созревании семян они используются развивающимся зародышем, а клетки их спадаются и сжимаются. За этими слоями, ковнутри, располагается внутренний эпидермис семенной кожуры, состоящий из тангентально вытянутых, сильно одревесневших клеток, имеющих своеобразный рисунок утолщения, который напоминает утолщения гидроцитных клеток семянки сложноцветных (Александров и Савченко, 1951). Описанные выше слои семенной кожуры сиды являются производными внутреннего интегумента семяпочки.

За внутренним эпидермисом семенной кожуры следует небольшой маслянистый эндосперм, состоящий из толстостенных клеток, заполненных крупными каплями масла, представляющего собою запасное питательное вещество семян сиды. Снаружи эндосперм отграничен от семенной кожуры тонким слоем кутикулы. В эндосперм погружен разросшийся зародыш, между семядолями которого и семенной кожурой остается только тонкий слой эндосперма.

Семяпочка, как известно, соединяется с плацентой фуникулюсом с проводящим пучком, питающим семя. По созревании семени сиды и освобождении его из плода фуникулюс обрывается, оставляя на семени заметный след — рубчик в виде вытянутого выступа. Недалеко от рубчика находится маленькое отверстие, образовавшееся из микропиле. В зрелом семени это отверстие окружено разрушающимися клетками семенной кожуры, вблизи него находится кончик зародышевого корешка; через это отверстие при прорастании семени, как правило, проникает вода (рис. 2).

Строение зародыша у некоторых мальвовых было изучено Тома (Thomas, 1907), Ривесом и Бизлеем (Reeves a. Beasley, 1935) и В. К. Василевской (1961) у *Althaea rosea* L., А. С. Дариевым (1963) у 6 видов *Gos-*

sypium, Е. А. Кондратьевой-Мельвиль (1969) у *Abutilon avicennae* Gaertn. и *Lavatera thuringiaca* L. В результате этих исследований установлено, что характерной чертой этих представителей является наличие в семени хорошо дифференцированного зародыша.

У сиды зародыш бесцветный, изогнутый, хорошо развит и заполняет бо́льшую часть семени (см. рис. 2). Состоит он из 2 семядолей, почечки, подсемядольного колена — гипокотиля и зародышевого корешка с корневым чехликом (рис. 3). Снаружи он покрыт ясно сформированным эмбриональным эпидермисом (протодермой), сверху которого образуется очень тонкая кутикулярная пленка. Конус нарастания отчетливо дифференцирован на тунику и корпус. Туника однослойная, под ней располагается 4—5 рядов клеток корпуса.

Наиболее развиты в зародыше семядоли и гипокотиль. Семядоли тонкие, округлые, цельнокрайние, листовидные, с густой сетью жилок. Длина их около 5 мм и более, ширина до 4 мм, они тесно прижаты друг к другу, многократно сложены и вместе согнуты пополам по средней жилке (рис. 4). В семядолях наблюдаются отчетливые признаки начавшейся дифференциации тканей. У них хорошо выражены 3 резко выступающие жилки — средняя и 2 боковых, состоящих из прокамбия и инициалей флоэмы. У основания семядоли эти жилки сближаются. Средняя жилка доходит до верхушки пластинки семядоли, боковые значительно короче. От этих жилок ответвляется сеть более тонких прокамбиальных тяжей; последние в свою очередь разветвляются на еще более тонкие, составляя, таким образом, сеть прокамбиальных тяжей с определенным рисунком жилкования.

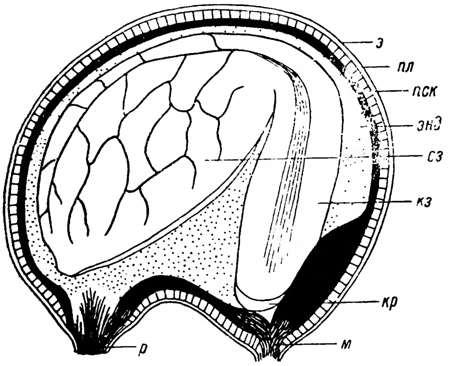


Рис. 2. Продольный разрез семени *Sida hermaphrodita* Rusby.

э — эпидермис; *пл* — палисадный слой; *пск* — паренхима семенной кожуры, содержащая пигменты; *энд* — эндосперм; *сз* — семядоли зародыша; *кз* — зародышевый корешок; *кр* — корневой чехлик; *м* — микропиле; *р* — рубчик.

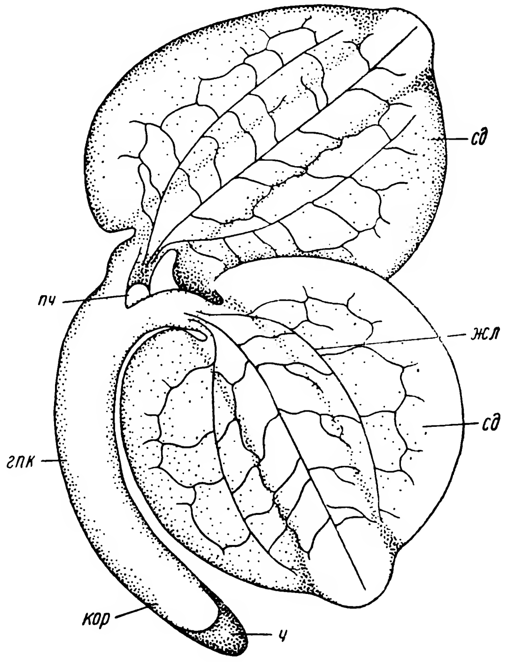


Рис. 3. Общий вид развернутого зародыша *Sida hermaphrodita* Rusby.

сд — семядоли; *жл* — жилки семядоли; *пч* — почечка; *гпк* — гипокотиль; *кор* — корешок; *ч* — чехлик.

Мезофилл дифференцируется на 1 слой палисадной и 4 слоя губчатой тканей, пронизанных прокамбиальными тяжами (рис. 5). Все клетки мезофилла семядолей плотно сомкнуты между собой. Как верхний, так и нижний эпидермис отчетливо выражены. Заметны устьица, находящиеся на начальных стадиях своей дифференциации. Во всех клетках семядолей наблюдается обильное накопление масла с заметными следами крахмала (Цингер, 1958).

В оси зародыша (гипокотиль — корешок) хорошо обозначены центральный цилиндр и кора.

Корешок зародыша сиды имеет 1 мм длины, а гипокотиль — 3—4 мм. Внешнюю границу можно легко определить по окончанию чехлика (Strekx, 1900; Василевская, 1961). Эндодерма и перицикл в верхней части гипокотиля почти не выражены, они становятся более или менее заметными в зоне корневой шейки и в корне; такое же явление отмечено Дариевым (1963) у некоторых видов хлопчатника.

Заложение вегетативных органов и основных черт их проводящей системы — формирование прокамбия и даже материнских клеток флоэмы и ксилемы — происходит у ряда семенных растений уже в зародыше (Lehmberg, 1924; Miller a. Wetmore, 1945; Василевская, 1959, 1961; Данилова, 1963; Кондратьева-Мельвиль, 1969, и др.).

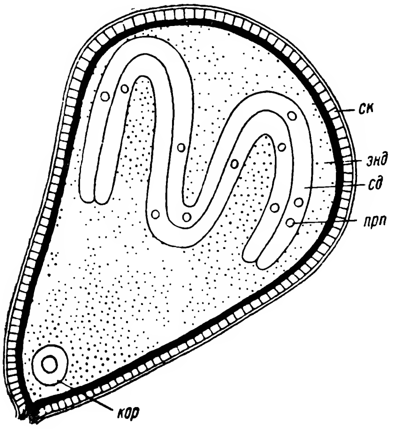


Рис. 4. Поперечный разрез семени *Sida hermaphrodita* Rusby.

ск — семенная кожура; *энд* — эндосперм; *сд* — 2 сложенные семядоли; *прп* — прокамбиальный пучок; *кор* — корешок зародыша.

Исследование корешка зародыша сиды показало, что дифференциация тканей его уже хорошо выражена. В центре корешка близ конуса нарастания, на поперечном разрезе, располагаются в форме креста прозрачные и более крупные клетки — будущие сосуды метаксилемы и инициали экзархной протоксилемы. С лучами метаксилемы чередуются участки будущих клеток протофлоэмы. Становятся заметными эндодерма и перицикл, клетки которого местами вытянуты по радиусу. Такое же строение перицикла в корешках зародышей других двудольных растений отмечает и Василевская (1961). Клетки коры зародышевого корешка неодинаковы по величине, внутренние меньше периферических, сильнее окрашиваются и в результате тангентального деления клеток эндодермы располагаются радиальными рядами.

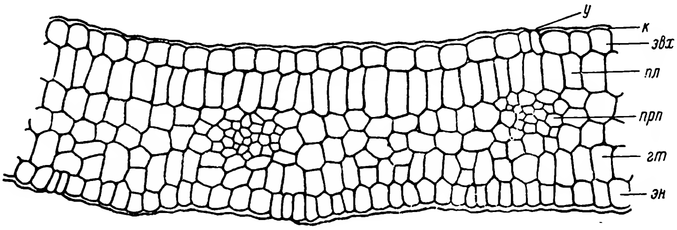


Рис. 5. Поперечный разрез пластинки семядоли *Sida hermaphrodita* Rusby в средней ее части.

у — устьице; *к* — кутикула; *эвх* — верхний эпидермис; *пл* — палисадный слой, *прп* — прокамбиальный пучок; *гт* — губчатая ткань; *эн* — нижний эпидермис.

Описанные выше черты строения зародышевого корешка свидетельствуют о том, что корень сиды имеет тетрархный тип строения.

Исследование гипокотиля сиды показало, что он почти по всей длине имеет корневое строение (рис. 6). Первичная кора гипокотиля и корешка различается размерами, формой и расположением клеток и их числом по ширине коры. Если в корешке клетки меньшего размера, чем в гипокотиле, а внутренние лежат радиальными рядами, то в гипокотиле радиальность их нарушается, а число клеток по ширине коры увеличивается.

В гипокотиле хорошо выражен эпидермис, покрытый тонким слоем кутикулы. Кора гипокотиля состоит из 5—6 слоев паренхимных плотно сомкнутых клеток. Эндодерма слабо выражена. В центре гипокотиля на поперечном разрезе видны инициали четырехлучевой метаксилемы и экзархной протоксилемы, а между ее лучами — участки протофлоэмы. Тяжи флоэмы разветвляются в верхней части гипокотиля и их разветвления направляются в семядоли и к почечке.

Зародыш сиды, т. е. семядоли и ось зародыша (гипокотиль — корешок), характеризуется мелкоклеточностью своих тканей по сравнению с другими тканями семени. Клетки целлюлозные имеют тонкое и нежное строение.

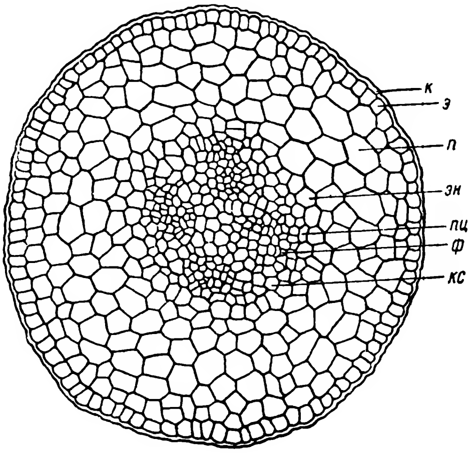


Рис. 6. Поперечный разрез гипокотиля *Sida hermaphrodita* Rusby.

к — кутикула; *э* — эпидермис; *п* — паренхима; *эн* — эндодерма; *пц* — перицикл; *ф* — протофлоэма; *кс* — протоксилема.

Для зародыша сиды, как и для многих других двудольных, характерно более раннее и более интенсивное развитие протофлоэмы. Флоэма следов семядолей заметна не только в гипокотиле, но и в корешке. Инициали флоэмы возникают из клеток меристематического стержня на границе с перициклом или путем деления клеток самого перицикла (Кондратьева-Мельвиль, 1969).

В результате исследования зародыша сиды мы пришли к заключению, что основной особенностью строения его, определяющей затем строение оси проростка (гипокотиль — корень), является сильное развитие в семядолях прокамбиальных тяжей, а также материнских клеток мета- и протоксилемы в зародышевом корешке и гипокотиле.

Как отмечает Василевская (1961), у тронувшегося в рост зародыша *Althaea rosea* L. группы материнских клеток сосудов почти на всем протяжении проростка одновременно превращаются в элементы первичной ксилемы. Две группы ксилемы в оси проростка развиваются как следы средних жилок семядолей, а две другие группы ксилемы, расположенные в межсемядольной плоскости, развиваются как следы синтетических пучков боковых жилок. Очевидно, этим и обусловливается тетрархия корня у представителей семейства мальвовых и, в частности, у сиды.

Семена сиды характеризуются периодом внутрисеменного роста зародыша, предшествующим прорастанию. Причина быстрой внутрисеменной дифференциации зародыша и семенной кожуры, по-видимому, заключается в их высокой физиологической активности, поэтому они и сохраняют хорошую всхожесть в течение большого периода их хранения.

Выраженная дифференциация зародыша, коррелирующая с высокой степенью дифференциации семенной кожуры, обеспечивает быстрое прорастание семени и первые этапы развития проростка, что является залогом получения дружных всходов сиды обоеполой.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. и М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плодов и семян в семействе сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. VII, 2. — Василевская В. К. (1959). Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. Вестн. ЛГУ, № 8, сер. биол., вып. 1. — Василевская В. К. (1961). О связи между строением корня и жилкованием семядолей. Вестн. ЛГУ, 21, 4. — Власов Н. А. и З. Н. Пащенко. (1960). Строение семени различных сортов хлопчатника. В кн.: Хлопчатник, 3. Строение и развитие хлопчатника. — Данилова М. Ф. (1963). О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. Бот. ж., 48, 9. — Дариев А. С. (1963). Анатомо-морфологическое строение зародыша и проростка некоторых видов хлопчатника *Gossypium* L. Автореф. канд. диссерт. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1969). Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных. Тр. Ленинградск. общ. естествоиспыт., 71, 3. — Попцов А. В. (1928). О набухании и прорастании семян канатника. Зап. по семеноведению, 6, 1. — Попцов А. В. (1952). О значении кожуры в прорастании семян. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, II. — Попцов А. В. (1953). Твердые семена. Тр. Главн. бот. сада АН СССР, III. — Райкова И. А. и М. С. Канаш. (1936). Развитие зародыша, кожуры семян и волокна хлопчатника. Краткое содержание и направление исследовательских работ ЦСС СоюзНИИХИ. — Савченко М. И. (1973). Морфология семяпочек покрытосеменных растений. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. Перевод 2-го англ. издания. — Guignard L. (1893). Recherches sur le development de la graine et en particular du tegument seminal. J. de Boyan, 8. — Lehmberg K. (1924). Zur kenntnis des Baues und der Entwicklung der Wasserleiten den Bahnen bei der Sonenblume. Beihefte zum Bot. Cbl., 40, 2. — Miller H. a. R. Wetmore. (1945). Studien in the developmental anatomy of *Phlox drumondii* How. The seedling. Amer. J. Bot., 32, 10. — Netolitzky F. (1926). Die Anatomie der Angiospermen-Samen. — Reeves R. G. (1935). Origin of Eringe Tissue of the cotton seed. Bot. Gaz., 97, 1. — Reeves R. G. (1936). Comparative Anatomy of the seed of cotton a. other Malvaceous Plant, I. *Malvaceae* and *Urneae*. Amer. J. Bot., 3, 4. — Reeves R. G. a. J. O. Beasley. (1935). The development of the cotton embryo. J. Agricultur. research, 51, 10. — Reeves R. G. a. C. C. Valle. (1932). Anatomy and microchemistry of the cotton seedl. The Bot. Gazette, 93, 3. — Strekx R. (1900). Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacees. Mem. Soc. Roy. Sci. Ligeser, 3, 2. — Thomas E. (1907). A theory of the double leaftrace founded on seedling structure. New Phytol., 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
и
Одесский
государственный университет.

(Получено 25 I 1972).

УДК 581.165 : 582.675.3

Р. П. Барыкина и В. П. Богданова

О РАЗМНОЖЕНИИ *PODOPHYLLUM PELTATUM* L. И *PODOPHYLLUM EMODI* WALL. КОРНЕВЫМИ ЧЕРЕНКАМИ

С 4 рисунками

R. P. BARYKINA AND V. P. BOGDANOVA. ON THE PROPAGATION OF *PODOPHYLLUM PELTATUM* L. AND *P. EMODI* WALL. BY ROOT CUTTINGS

Podophyllum peltatum L. и *P. emodi* Wall. представляют интерес как ценные лекарственные растения, широко используемые в современной медицине для лечения различных опухолевых заболеваний.

Во флоре СССР подофилл не встречается, но в течение ряда лет успешно культивируется одним из авторов (Богданова, 1969) в Ленинградской и Львовской областях. Подземные органы выращиваемых растений являются сырьем, из которого получается препарат подофиллин. Отечественный подофиллин в настоящее время разрешено использовать для лечения папилломатозов гортани у детей и взрослых, а также папиллом мочевого пузыря. В связи с этим производственные плантации подофилла необходимо расширить. Требуется значительное количество посадочного материала, поэтому вопросам размножения подофилла уделяется большое внимание.

Лучшим способом размножения подофилла при закладке производственных плантаций в настоящее время считается вегетативное размножение отрезками корневищ (Богданова, 1971). Этот способ наиболее эффективен для подофилла щитовидного *P. peltatum* L., имеющего длинные горизонтальные коленчатые корневища диаметром около 1 см, со средним ежегодным приростом около 10 см и пучками отходящих от узлов шнуровидных придаточных корней.

Подофилл гималайский *P. emodi* Wall., в отличие от подофилла щитовидного, является, короткокорневищным растением. Корневища его узловатые, толстые, извилистые, со сближенными узлами длиной около 2 см, с мощной мочкой более толстых, чем у подофилла щитовидного, придаточных корней, имеющих среднюю длину около 30 см (рис. 1).

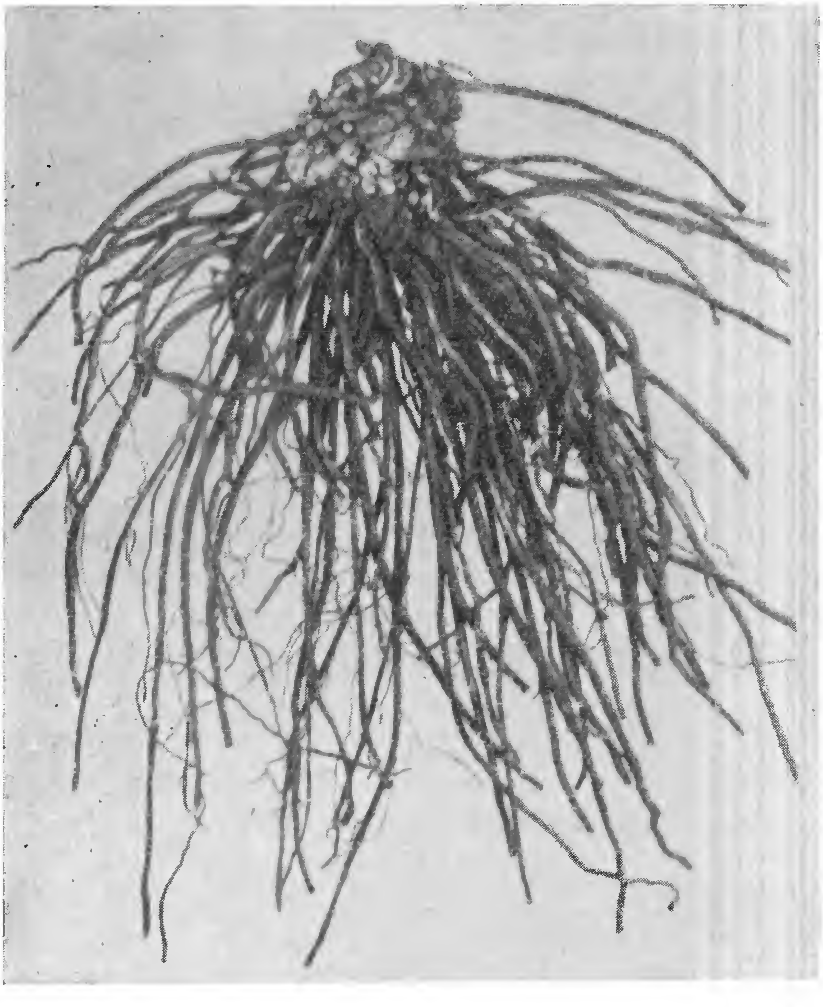


Рис. 1. Укороченное корневище *Podophyllum emodi* с мочкой придаточных корней.

Е. А. Селиванова-Городкова (1967) обнаружила способность корней *P. peltatum* к образованию придаточных почек. Тем самым показана возможность использования корневых черенков для более быстрого по сравнению с семенным возобновлением получения посадочного материала. Такой способ размножения, как мы полагаем, представляет большой практический интерес и в первую очередь для короткокорневищного подофилла гималайского. В связи с этим весной 1971 г. на научно-опытной станции Ботанического института АН СССР, в «Отрадном» (Карельский перешеек, Ленинградская обл.) нами был заложен рекогносцировочный опыт по корневому черенкованию подофиллов гималайского и щитовидного на делянке площадью 12 м². Опыт ставился в 4-кратной повторности; в каждом варианте опыта было по 50 черенков (всего по 200 корневых черенков каждого вида). Корни были взяты от растений, посаженных отрезками корневищ в 1965 г. Заготовленные корни разрезали на черенки длиной около 8 см и сразу же высаживали в заранее подготовленную почву. Посадка была рядовой, корневые черенки располагали вертикально на глубину около 15 см. Уход за ними был такой же, как и за другими растениями подофилла. Опыт продолжался 4 месяца (один вегетационный период). В октябре корневые черенки обоих видов были выкопаны, тщательно отмыты от почвы и зафиксированы в 96%-м этиловом спирте для анатомического исследования. Был проведен учет их приживаемости. Оказалось, что приживаемость корневых черенков происходит одинаково хорошо как у *P. peltatum* (66%), так и у *P. emodi* (62%). У обоих видов на верхнем (морфологически нижнем) конце черенка появился каллюс, затягивавший рану с краев, а затем группа из 5—8 придаточных почек (рис. 2, *а*, *б*). Одна почка из группы развивается обычно интенсивнее других. У *P. peltatum* она достигла в конце октября 7—8 мм длины и содержала 4 листовых зачатка (рис. 3, *А*). Другие почки остаются в меристематическом состоянии или относительно слабо дифференцируются. Они возвышаются над поверхностью каллюса в виде округлых бугорков, высотой около 1 мм. Развитие почек у *P. peltatum* протекает быстрее по сравнению с *P. emodi* (рис. 3, *Б*). Это, видимо, связано с ритмикой развития растения; период вегетации у *P. peltatum* в условиях Ленинградской области короче и заканчивается раньше, чем у *P. emodi*.

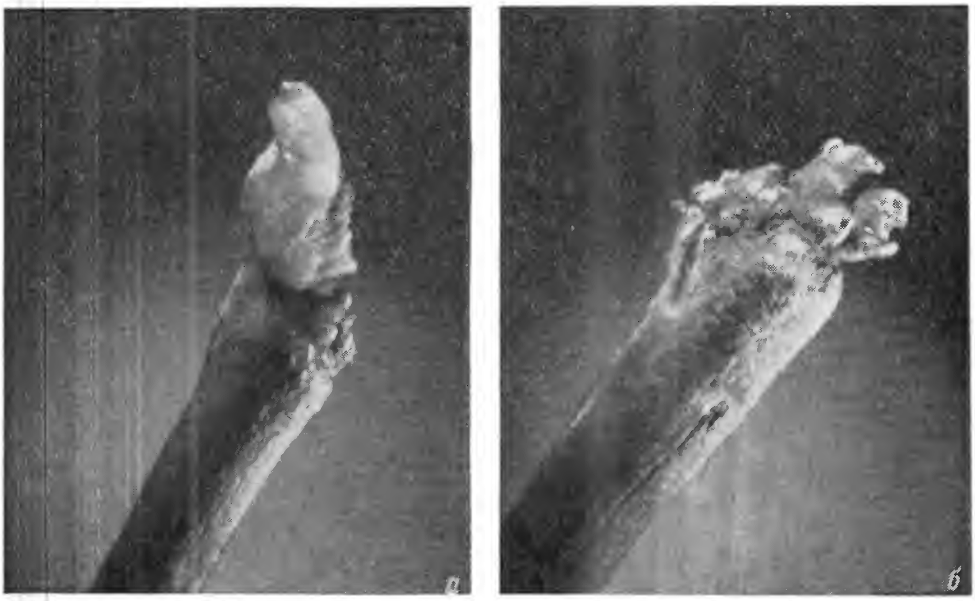


Рис. 2. Корневые черенки. (Увел. 6).
а — *Podophyllum peltatum*; *б* — *P. emodi*.

Анатомическое исследование показало отсутствие зачатков превентивных почек в неповрежденных корнях подофилла. Почки появляются лишь как реакция на поранение. Заложению придаточных почек предшествует образование каллюса.

Регенерационная способность корней определяется особенностями их внутренней структуры (рис. 3 и 4). Под слоем коричневого толстостенного эпидермиса находится широкая зона паренхимной первичной коры (рис. 4, *А*, *Б*), служащая местом отложения большого количества крахмала. Самый внешний, однорядный, слой коры дифференцирован в экзодерму. На границе с центральным цилиндром четко обозначена тонкостенная эндодерма с поясками Каспари. Перицикл представлен тонкостенными плотно сомкнутыми живыми клетками, расположенными в один слой; против групп первичной ксилемы число рядов клеток может увеличиваться до четырех (рис. 4, *В*). Стель с 3—5 радиально чередующимися тяжами первичной ксилемы и флоэмы. В центре корня находится небольшой участок толстостенных клеток. Камбий функционирует весьма слабо. Вторичных элементов образуется мало, корень в целом сохраняет первичное строение (Барыкина, 1971, 1972).

В образовании каллюса участвуют преимущественно паренхима первичной коры и перицикл (рис. 3). Вблизи раневой поверхности перицикл откладывает правильные ряды паренхимных клеток, которые вместе с делящимися клетками коры образуют смешанный по происхождению каллюс. В клетках его отмечается повышенное содержание крахмала и подофиллина. Оболочки некоторых периферических клеток каллюса слегка суберинизируются, но типичной раневой пробки не образуется. Коровой каллюс в основном выполняет защитную роль, предохраняя раневую поверхность черенка от высыхания и проникновения инфекции.

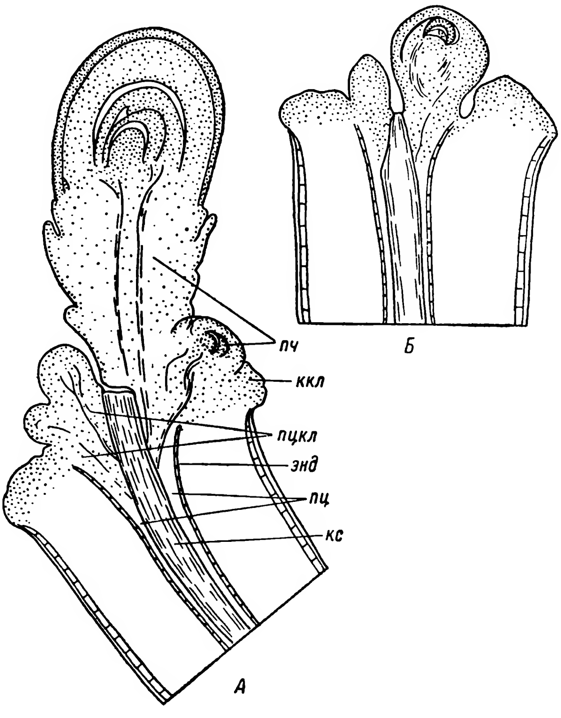


Рис. 3. Продольные разрезы корневых черенков с каллюсными почками.

А — *Podophyllum peltatum*; *Б* — *P. emodi* (осень 1971 г.); *пч* — почки, *ккл* — коровой каллюс, *пцкл* — перициклический каллюс, *энд* — эндодерма, *пц* — перицикл, *кс* — ксилема корня.

Зачатки придаточных почек возникают обычно в участках каллюса перициклического происхождения, проявляющего бо́льшую меристематическую активность. Почки дифференцируются из очагов мелкоклеточной ткани, появляющихся в результате интенсивного деления клеток каллюса близ поверхности. При их дальнейшем развитии формируется точка роста с листовыми примордиями. Связь поверхностно возникшей почки с центральным цилиндром корня осуществляется посредством тяжей ситовидных элементов и члеников сосудов с простой перфорацией, развивающихся от основания почек в нисходящем направлении.

Образование придаточных почек вне каллюса, ниже поверхности среза корневого черенка, отмеченное Селивановой-Городковой (1967), нами обнаружено не было.

Окоренение черенков происходит за счет корней, зачатки которых образуются эндогенно, в перицикле. Развитие их протекает в акропетальной последовательности; близ каллюса они лишь слегка выступают на поверхности корня.

Способность обрезанных корней к образованию придаточных почек позволяет искусственно размножать подофилл корневыми черенками. По-видимому, этот способ размножения будет наиболее перспективным в отношении *P. emodi*, имеющего короткое корневище и хорошо развитую мочковатую систему придаточных корней. Однако для рекомендации к широкому использованию корневого черенкования как одного из способов получения посадочного материала необходимо более тщательное изучение дальнейшего развития придаточных почек в надземные побеги, а корневых черенков в новые самостоятельные растения.

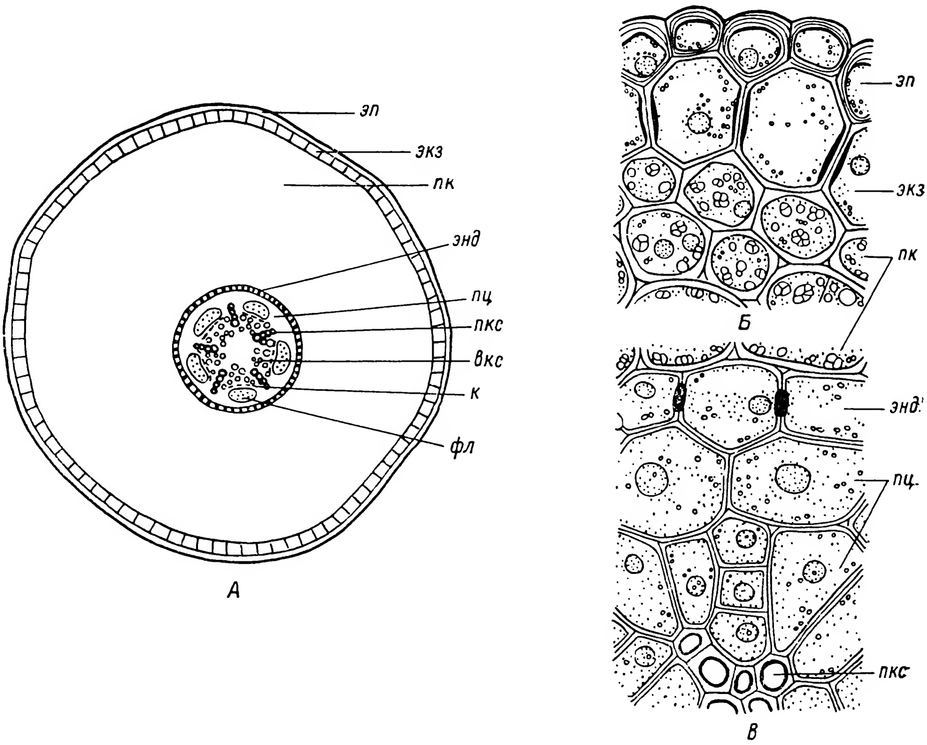


Рис. 4. Поперечный срез придаточного корня и тканей *Podophyllum emodi*.

А — схема; *Б* и *В* — отдельные ткани корня при большом увеличении. *эп* — эпидермис, *экз* — экзодерма, *пк* — паренхима первичной коры, *энд* — эндодерма, *пц* — перицикл, *пкс* — первичная ксилема, *вкс* — вторичная ксилема, *к* — камбий, *фл* — флоэма.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П. (1971). Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. Бот. ж., 56, 7. — Барыкина Р. П. (1972). Черты сходства с однодольными в строении вегетативных органов *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. Бот. ж., 57, 5. — Богданова В. П. (1969). Межреспубликанские технические условия на корневище с корнями Rhizoma cum radicibus Podophylli peltati подофилла щитовидного. МРТУ 42 № 3740-69. — Богданова В. П. (1971). Подофилл щитовидный и подофилл гималайский в условиях культуры. В сборн. научн. работ ВИЛР. Лекарств. растениеводство, 3. — Селиванова-Городкова Е. А. (1967). Образование побегов на изолированных корнях *Podophyllum peltatum* L. ДАН СССР, 172, 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Московский
государственный университет.

(Получено 15 XII 1971).

УДК 58 : 631.526+632.51 : 711.524 (471.328)

В. В. Туганаев

СОСТАВ КУЛЬТУРНЫХ И СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В АРХЕОЛОГИЧЕСКИХ МАТЕРИАЛАХ ГОРОДИЩА ОШ ПАНДО БЛИЗ С. САЙНИНО МОРДОВСКОЙ АССР (VI—IX вв. Н. Э.)

V. V. TUGANAEV. THE CULTURAL AND WEED PLANTS COMPOSITION IN ARCHEOLOGICAL MATERIALS OF THE ANCIENT TOWN OSH PANDO NEAR VILLAGE SAININO, MORDOVIAN A. S. S. R. (VI—IX CENT. A. D.)

В культурном слое, датируемом VI—IX вв. н. э., при раскопках городища Ош Пандо, что находится у с. Сайнино Дубенского района Мордовской АССР, проф. П. Д. Степановым (Мордовский университет) были обнаружены семена культурных и сорных растений (Степанов, 1950, 1967). Материалы по культурным растениям были обработаны А. Д. Фурсаевым (по Степанову, 1950), Ф. Х. Бахтеевым (1956) и М. М. Якубцинером (1956). По определениям указанных авторов, в VI—IX вв. н. э. на территории современной Мордовии возделывались ячмень, пшеница мягкая, рожь озимая, полба и горох. Состав сопровождающих культурные растения сорняков не был установлен, хотя Фурсаев сделал указание, что «среди зерен хлебных растений оказалось много семян сорняков, которые характерны для постоянно возделываемых пашен» (по Степанову, 1967 : 83).

Учитывая, что Ош Пандо является одним из древнейших памятников на территории Среднего Поволжья и примыкающих к нему областей, где были найдены ботанические материалы, нами осуществлена обработка части археологического семенного материала, полученного из г. Саранска благодаря содействию Степанова. В нашем распоряжении оказались семена полевых растений (культурных и сорных) из ямы № 17 (горшок № 1 и горшок, номер которого не указан), ямы № 1 и продуктовой ямы.

Отделение семян от мусора проведено методом ручного отбора на разделительных досках. Определение семян осуществлено по руководствам П. В. Ленькова (1932), Н. А. Майсуряна (1946), В. Н. Доброхотова (1961), по кн.: Сорная растительность СССР (1934—1935), «Определителю настоящих хлебов» (1939) и коллекции семян, имеющейся на кафедре ботаники Казанского университета.

Из культурных растений нами обнаружены те же упомянутые в начале сообщения виды, за исключением гороха. Из неприведенных раньше

Состав сорных растений в археологических материалах городища Ош Пандо (VI—IX вв. н. э.)

Вид	Количество семян (абсолютное и относительное)			
	яма № 17, горшок № 1	яма № 17, горшок № 2	продуктовая яма	яма № 1
Agropyron repens (L.) Beauv.	3 (1.1)	9 (2.9)	—	—
Chenopodium album L.	17 (6.2)	7 (2.2)	1 (2.4)	—
Convolvulus arvensis L.	—	—	1 (2.4)	—
Galeopsis ladanum L.	—	4 (1.3)	1 (2.4)	—
G. speciosa Mill.	9 (3.3)	25 (8.0)	—	—
Elisanthe noctiflora (L.) Rupr.	5 (1.8)	4 (1.3)	—	—
Galium aparine L.	86 (31.4)	140 (44.9)	14 (33.3)	—
Lithospermum arvense L.	1 (0.4)	—	—	—
Polygonum aviculare L.	6 (2.2)	—	—	—
P. convolvulus L.	130 (47.4)	110 (35.3)	22 (52.3)	—
P. scabrum Moench	2 (0.7)	2 (0.6)	1 (2.4)	—
Rumex acetosella L.	—	10 (3.2)	1 (2.4)	—
R. crispus L.	8 (2.9)	—	—	—
Silene cucubalus Wilb.	—	—	1 (2.4)	1 (100)
Stachys annua L.	7 (2.6)	—	—	—
Thlaspi arvense L.	—	1 (0.3)	—	—

видов нами найдено просо обыкновенное (131 зерно в обоих горшках ямы № 17 и 14 зерен в продуктовой яме). Зерновой материал культурных растений сильно засорен (20—25%), видовой состав сорняков весьма богат. Нами выявлены семена 16 видов сорных растений (см. таблицу).

Из таблицы видно, что из 16 видов лишь 2 — *Galium aparine* L. и *Polygonum convolvulus* L. — представлены большим количеством семян, доля семян остальных видов незначительна. Все сорные виды, обнаруженные в материалах VI—IX вв. н. э. городища Ош Пандо и в настоящее время, являются обычными растениями на полях, что указывает на продолжающуюся тесную связь в распространении культурных и сорных растений.

В заключение автор благодарит П. Д. Степанова и археологов Мордовского научно-исследовательского Института языка и литературы за предоставление материалов для обработки.

ЛИТЕРАТУРА

Бахтеев Ф. Х. (1956). К истории культуры ячменя в СССР. Матер. по истории земледелия СССР, сб. II. — Доброхотов В. Н. (1961). Семена сорных растений. — Леньков П. В. (1932). Семена полевых сорных растений европейской части СССР. — Определитель настоящих хлебов. (1939). — Майсурян Н. А. (1946). Растениеводство. — Сорная растительность СССР. (1934—1935). I—IV. — Степанов П. Д. (1950). К вопросу о земледелии у древней мордвы. Советская этнография, 3. — Степанов П. Д. (1967). Ош Пандо. — Якубцинер М. М. (1956). К истории культуры пшеницы в СССР. Матер. по истории земледелия СССР, сб. II.

Казанский
государственный университет.

(Получено 14 III 1972).

УДК 581.9 : 561 (471.25)

Т. Д. Колесникова

О ДВУХ ИСКОПАЕМЫХ АРКТИЧЕСКИХ ФЛОРАХ ИЗ ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 таблицей рисунков

T. D. KOLESNIKOVA. ON TWO FOSSIL ARCTIC FLORAS FROM PSKOV DISTRICT

Методом палеокарпологического анализа были изучены 2 ископаемые четвертичные флоры Псковской области. Обе флоры содержат макроостатки отсутствующих здесь в настоящее время арктических и аркто-альпийских растений: *Selaginella selaginoides* (L.) Link, *Salix nummularia* Anderss., *Dryas octopetala* L., *Armeria arctica* (Cham.) Wallr. Возраст первой флоры, возможно, является среднеплейстоценовым, соответствующим рисскому или днепровскому оледенению. Ископаемые арктические флоры такого возраста на территории СССР до настоящего времени не были известны. Вторая флора имеет верхнеплейстоценовый возраст, соответствующий времени постепенной деградации валдайского оледенения.

Скважиной, пробуренной летом 1963 г. Северо-западным геологическим управлением у сел. Бандино Куньинского района Псковской области, была вскрыта толща озерных осадков мощностью около 30 м, принадлежащих, как показал спорово-пыльцевой анализ (Спиридонова, Малаховский, 1965), к наиболее древней миндель-рисской (лихвинской) межледниковой эпохе. В разрезе этой скважины на глинах, относящихся непосредственно к лихвинскому межледниковью, залегает 18.5-метровая толща кварцевых песков неясного стратиграфического положения, перекрытых сверху суглинистой мореной валдайского оледенения.

Из этого разреза вышеназванными авторами были отобраны и переданы нам образцы для палеокарпологического исследования. К сожалению, образцы из основной толщи этого разреза, в которых, по данным спорово-пыльцевого анализа, преобладала очень характерная для лихвинских межледниковых отложений пыльца пихты, макроостатков не содержали; очень интересным оказался образец породы с глубины 51.75 м, принадлежащий верхним горизонтам основной толщи, представленной серой песчаной глиной.

Согласно данным спорово-пыльцевого анализа, горизонт серых песчаных глин, откуда был отобран и исследованный нами образец, характеризуется преобладанием в спектрах спор зеленых мхов, а также пыльцы карликовой березки — *Betula* sp. sect. *Nanae* (до 10%), полыней и злаков. Пыльца сосны и ели отмечена здесь в значительном количестве, но часть ее, по мнению Е. А. Спиридоновой, является переотложенной. В исследованном образце породы были обнаружены макроостатки следующих растений (см. таблицу рисунков): *Selaginella selaginoides* (L.) Link — 2 мегаспоры, *Salix nummularia* Anderss. — много листьев, *Stellaria graminea* L. — 2 семени, *Armeria arctica* (Cham.) Wallr. — чашечка с остатками плода, *Menyanthes trifoliata* L. — половинка семени. Присутствие в исследованном образце макроостатков ивы *S. nummularia* и армерии *A. arctica*, ныне распространенных в арктической зоне Евразии и Сев. Америки, а также постоянное преобладание в спорово-пыльцевых спектрах этого горизонта пыльцы карликовой березки свидетельствуют о значительном похолодании климата в период отложения верхних горизонтов описываемой толщи. По-видимому, климатические условия того времени были близки к современному климату тундровой зоны или по меньшей мере лесотундры. Аркто-альпийское растение *Selaginella selaginoides* в настоящее время также широко распространено в пределах тундровой зоны, хотя на протяжении всего плейстоцена она, в отличие от вышеназванных видов, характерна не только для ископаемых арктических флор, но и для межледниковых, где она встречается с целым рядом относительно теплолюбивых реликтов. Ископаемые мегаспоры, очень сходные с современными мегаспорами этого вида, известны также из плиоцена (Дорофеев, 1963). Содержащиеся в этой же флоре *Stellaria graminea* и *Menyanthes trifoliata*, хотя и не являются арктическими растениями, но все же и в настоящее время заходят в пределы тундровой зоны. Находки армерии арктической, вида, связанного в своем современном распространении с северными морскими побережьями, и ивы монетовидной, в настоящее время часто встречающейся на приморских террасах, по-видимому, свидетельствуют о значительно большей близости в это время к исследуемому району побережья Балтийского морского бассейна. Очень вероятно, что озерный водоем, в отложениях которого собрана данная флора, был связан с этим бассейном.

Нахождение макроостатков вышеупомянутых арктических растений в верхних горизонтах лихвинских межледниковых отложений представляет собой большой интерес, так как в данном случае возраст их рассматривается как среднеплейстоценовый (Спиридонова, Малаховский, 1965) и, следовательно, связывается с рисским (по альпийской геохронологической шкале) или днепровским оледенением. Подобные ископаемые арктической флоры среднеплейстоценового возраста на территории СССР до настоящего времени не были известны. Большинство находок макроостатков арктических растений являются верхнеплейстоценовыми, соответствующими времени постепенной деградации валдайского оледенения (Nathorst, 1892; Яковлев, 1914, 1924; Перфильев и Ширяев, 1915; Ануфриев, 1925; Соколов, 1926; Солоневич и Корчагин, 1934; Солоневич, 1935, 1938; Аболкалин и др., 1960; Орвику, 1960; Дорофеев, 1963; Крукле и др., 1963; Стелле, 1963а, 1963б, 1963в; Колесникова, 1966а, 1966б; Колесникова и Хомутова, 1971). Это, по-видимому, может быть объяснено как относительно слабой степенью изученности среднеплейстоценовых осадков, отложившихся в период днепровского оледенения, так и тем обстоятельством, что отложения этого времени были в значительной степени уничтожены следующим за ним валдайским оледенением.

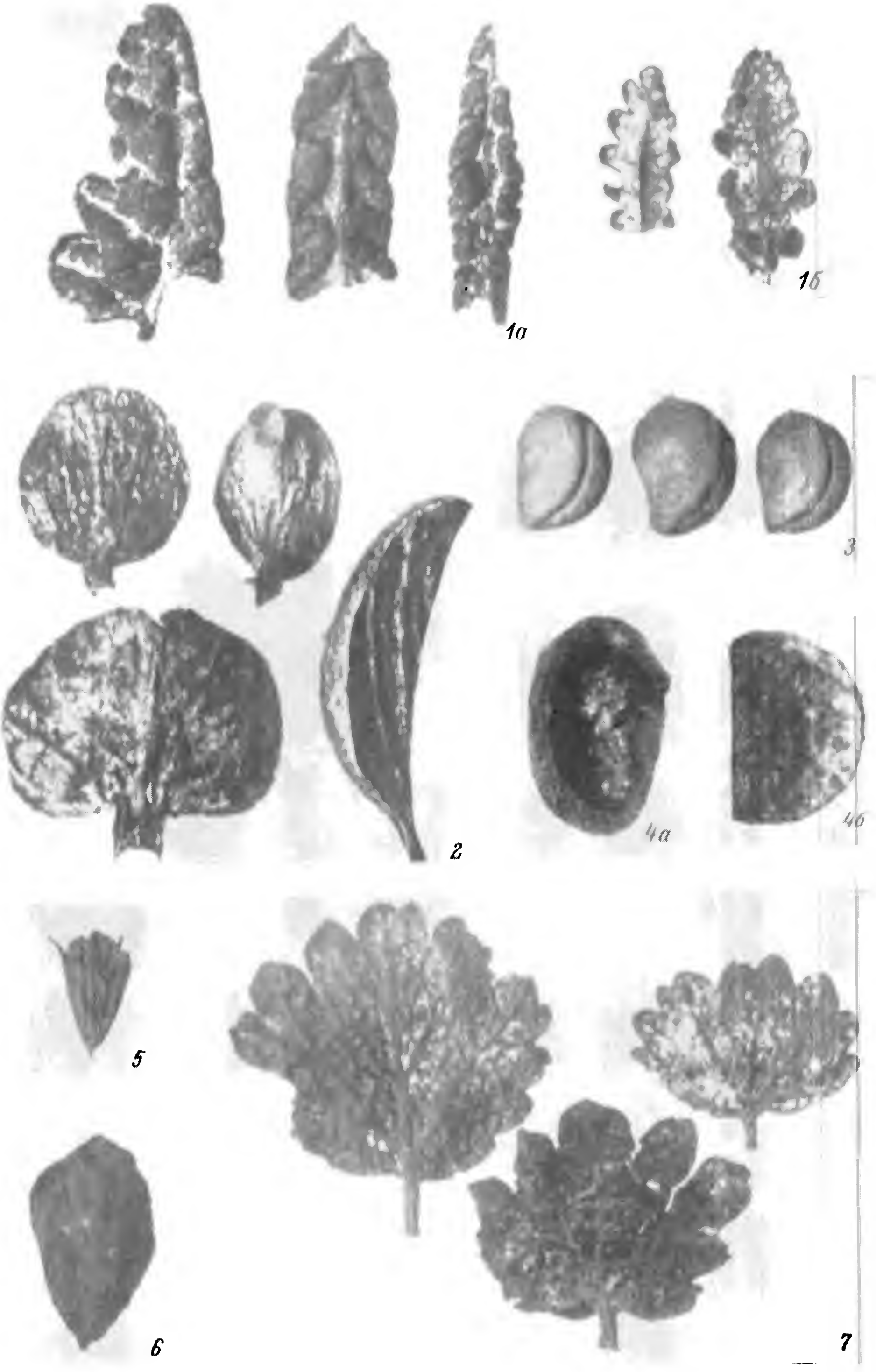
В июле 1966 г. нами, совместно с Н. Н. Цвелевым и А. И. Рыженко, было посещено еще одно местонахождение ископаемой арктической флоры в Псковской области верхнеплейстоценового возраста, изучавшееся 30 лет тому назад К. И. Солоневичем (Солоневич, 1938). Данное местонахождение представляет собой естественный разрез правого берега р. Ловать в 7 км южнее г. Великие Луки. В настоящее время это обнажение сильно заросло ольхой и травянистой растительностью, однако, пользуясь детальным схематическим планом, приведенным в работе Солоневича, местоположение данного разреза удалось найти. В результате расчистки была вскрыта толща песков и глин с растительными остатками, залегающая выше морены валдайского оледенения и описанная в цитированной работе Солоневича.

Из горизонта слоистых песков (слой «е» в работе Солоневича) нами для палеокарпологического анализа был взят образец породы весом 4—5 кг, а из горизонта слоистых глин (слой «f» в работе Солоневича) — весом 7—8 кг. После соответствующей лабораторной обработки из них были выделены плоды, семена, листья и побеги ископаемых растений (см. таблицу рисунков). В слоистых песках были найдены: *Bryales* gen. — веточки, *Juniperus communis* L. — 2 семени, *Potamogeton filiformis* Pers. — более 100 эндокарпиев, *Betula nana* L. — 9 цельных и 13 обрывков листьев, *Dryas octopetala* L. — 35 листьев и побеги, *Arctostaphylos uva-ursi* L. — 7 семян, *Salix* sp. — обрывки листьев мелколистных стелющихся ив и их коробочки. Из слоистых глин получены: *Juniperus communis* — 1 семя, *Potamogeton filiformis* — более 100 эндокарпиев, *Betula nana* — 19 листьев, 3 чешуи и 2 орешка, *Dryas octopetala* — 7 листьев и 9 побегов, *Arctostaphylos uva-ursi* — 8 семян, *Salix* sp. — 2 коробочки.

Как можно видеть из приведенных списков, по своему систематическому составу ископаемые флоры, полученные из этих двух горизонтов, очень сходны между собой и представлены, с одной стороны, аркто-альпийскими (*Dryas octopetala* и трудно определимые остатки мелколистных стелющихся ив) и гипоарктическими видами (*Betula nana*) и с другой, — широко распространенными бореальными (*Juniperus communis*, *Arctostaphylos uva-ursi*) видами, растущими как в таежной зоне, так и в лесотундре и заходящими в тундровую зону.

Видовой состав макроостатков, приведенных в цитированной работе Солоневича, очень сходен со списком видов, полученных нами из тех же горизонтов, есть, впрочем, и некоторые отличия. Так Солоневичем из горизонта слоистых песков определен один лист (хвоя) сибирского можжевельника *Juniperus sibirica* Burg., гипоарктического вида, распространенного главным образом в тундровой и лесотундровой зонах. Нами в обоих исследовавшихся горизонтах найдены семена, принадлежащие, как нам кажется, более широко распространенному бореальному виду — *J. communis*. Представляют интерес также не отмеченные Солоневичем, но найденные нами в большом количестве эндокарпии рдеста нитевидного — *Potamogeton filiformis*, связанного в своем современном распространении либо с морскими побережьями северо-запада, либо с реликтовыми, в настоящее время уже опресненными озерами, которые в плейстоцене или в голоцене, по-видимому, имели более или менее длительную связь с Балтийским морским бассейном. Вполне закономерным является и довольно широкое распространение этого вида в солоноватых озерах Сев. Кавказа и Казахстана, отчасти сохранивших флору солоноватых лагун древнего Тетиса. В плейстоцене этот рдест был распространен на территории европейской части СССР значительно шире, чем в настоящее время, и известен в составе как межледниковых, так и арктических ископаемых флор, что, по-видимому, может быть объяснено широким развитием в это время морских трансгрессий, возможно, в свою очередь, связанных с таянием ледников.

Интересно отметить указание Солоневича на находку в верхних горизонтах слоистых глин пыльцы облепихи — *Hippophaë rhamnoides* L.,



Макроостатки ископаемой арктической флоры, Псковская область. (Увел. 10).

1а, 1б — *Dryas octopetala* L., листья; *2* — *Salix nummularia* Anderss., листья; *3* — *Potamogeton filiformis* Pers., эндокарпии; *4а, 4б* — *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (*а* — с внутренней стороны, *б* — с наружной); *5* — *Armeria arctica* (Cham.) Wallr., чашечка с остатками плода; *6* — *Juniperus communis* L., семя; *7* — *Betula nana* L., листья.

кустарника, в настоящее время встречающегося подобно *Potamogeton filiformis* вдоль побережий Балтийского и Северного морей.

По-видимому, наличие в данном разрезе двух вышеупомянутых видов свидетельствует о том, что приледниковый водоем, в осадках которого содержится изученная нами флора, в период деградации валдайского оледенения по меньшей мере 1 раз был частью большого, но мелководного морского бассейна, соленость которого была вряд ли выше солености современного Балтийского моря.

ЛИТЕРАТУРА

Аболкалин Я., М. Майоре и В. Стелле. (1960). Дриасовая флора в отложениях третьей надпойменной террасы р. Гауя и ее геологический возраст. ИАН Латв. ССР, 8, 157. — Ануфриев Г. И. (1925). Очерк строения и истории развития Толполовского болота. Изв. Сапропел. комитета АН СССР, 2. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Матер. по истор. флоры и растит., 4. — Колесникова Т. Д. (1966а). О новых находках ископаемой арктической флоры на севере европейской части СССР. Бот. ж., 51, 5. — Колесникова Т. Д. (1966б). О новых находках ископаемых арктических растений в Эстонии. ДАН СССР, 168, 5. — Колесникова Т. Д. (1970). *Salix nummularia* Anderss. из позднеледниковых четвертичных отложений европейской части СССР. ДАН СССР, 195, 3. — Колесникова Т. Д. и В. И. Хомутова. (1971). Новые данные к истории развития растительности эпохи валдайского оледенения на территории Вологодской области. ДАН СССР, 196, 2. — Крукле М., В. Стелле, И. Вайнбергс. (1963). Межстадиальные отложения у станции Бурзава на Латгальской возвышенности. Изв. АН Латв. ССР, 5. — Орвику К. К. (1960). Геология четвертичного периода Эстонской ССР. — Перфильев Б. В. и Г. И. Ширяев. (1915). О находке арктической флоры в отложениях озерного мергеля в окрестностях г. Вологды. Тр. общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., 58, 1. — Соколов Н. Н. (1926). Геоморфологический очерк р. Волхова и оз. Ильменя. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна, 7. — Солоневич К. И. (1935). К вопросу о позднеледниковой растительности окрестностей Ленинграда по материалам ископаемых остатков из Песчанки (р. Тосна). Сов. бот., 6. — Солоневич К. И. (1938). О позднеледниковой растительности окрестностей г. Великих Лук. Сов. бот., 1. — Солоневич К. И. и А. А. Корчагин (1934). Об ископаемой арктической флоре у г. Тотьмы. Сов. бот., 5. — Спиридонова Е. А., Д. Б. Малаховский. (1965). О находке лихвинских межледниковых отложений в бассейне верхнего течения р. Ловати. В сб.: Проблемы палеогеографии. — Стелле В. Я. (1963а). Остатки дриасовой флоры в карьере кирпичного завода «Спартак» в окрестностях Озолниеки. Уч. зап. Латв. гос. унив., Ботаника, 1. — Стелле В. Я. (1963б). Остатки дриасовой флоры в окрестностях кирпичного завода «Прогресс» вблизи г. Елгавы. Уч. зап. Латв. гос. унив., Ботаника, 1. — Стелле В. Я. (1963в). Остатки растений позднеледникового времени в карьере кирпичного завода «Сарканайс малс» у населенного пункта Ане вблизи г. Елгавы. Тр. Инст. геолог. Латв. ССР, 11. — Яковлев С. А. (1914). О находке ископаемой полярной флоры. Изв. Имп. лесн. инст., 27. — Яковлев С. А. (1924). Наносы и рельеф г. Ленинграда и его окрестностей. Изв. Научно-мелиорац. инст., 8—9. — Nathorst A. G. (1892). Über den gegenwärtigen Standpunkt unser Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen. Bihang till Svenska Vet. Akad. Handl., 17, 3, 5.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 VI 1972).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 632.166+577.74 : 581.526.53

А. М. Семенова-Тян-Шанская

ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ НАДЗЕМНОГО ОПАДА В СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВАХ ОСНОВОПОЛОЖНИКАМИ СОВРЕМЕННОГО ПОЧВОВЕДЕНИЯ И ГЕОБОТАНИКИ

A. M. SEMYONOVA-TYAN-SHANSKAYA. PROBLEMS OF STUDY OF THE OVERGROUND LITTER-FALL IN STEPPE COMMUNITIES BY THE FOUNDERS OF MODERN GEOBOTANY AND SOIL SCIENCE

Статья написана на основании проработки литературы, в которой освещалось значение мертвых растительных остатков для процессов почвообразования. В ней показано, как расценивали роль надземного опада основоположники современного почвоведения. На основании проработанного материала можно наметить три направления в изучении надземного опада.

В связи с изучением биологической продуктивности и круговорота веществ в различных типах растительности в последние годы все больше внимания уделяется изучению надземного опада не только в лесах, но и в травяных сообществах. Одновременно ощущается необходимость подведения некоторых итогов его изучения по литературным материалам. Поэтому несомненный интерес представляет анализ высказываний основоположников почвоведения и геоботаники о значении надземных мертвых растительных остатков в степях.

С самого начала развития в России науки о почве наметилось несколько направлений в оценке роли растительности и ее мертвых остатков в почвообразовательном процессе.

В. В. Докучаев (1883), как известно, считал, что всякая почва образуется на любой коренной породе из подземных и надземных частей растений и что гумус проникает в нее с поверхности из надземной массы растений и образуется также за счет гниющих корней. Особенно четко он подчеркивал в этом процессе огромное значение климата, обусловливающего: «а) качество растительности (т. е. ее флористический состав); b) количество ее (годовой прирост); с) количество растительной массы, сгорающей (т. е. разлагающейся, — *А. С.*) как на поверхности почвы, так и под ней в течение года; d) наконец, характер процессов гниения» Избр. соч., 1948, т. I, стр. 383). Однако, по его мнению, разработка этих вопросов мыслима только в далеком будущем, так как ни по одному из этих пунктов «в настоящее время не имеется прямых фактических данных» (там же). Перечисленные Докучаевым положения являются как бы конспектом современных программ по изучению круговорота вещества и энергии между почвой и растительным покровом и потому очень близки нам.

Не занимаясь специально изучением самих растительных остатков, Докучаев вместе с А. А. Измаильским (1892) отметил огромное водоохранное значение накопления в степях на поверхности почвы «степного войлока». Одной из причин иссушения южно-русских степей он считал именно уничтожение при распашке всей целинной степной растительности с ее мощным покровом из отмерших растений и их остатков. Он первый обратил также внимание на строение степного войлока, отметив его качественную неоднородность, и положил, таким образом, начало современному разделению всей массы надземных отмерших остатков растений в степях и на лугах на «ветошь» и «подстилку» (Семенова-Тян-Шанская и Никольская, 1960; Родин и Базилевич, 1965; Макаревич, 1958; Макаревич и Понятовская, 1971, и др.). По словам Докучаева, «. . . нижний, самый старый, почти истлевший, слой плотно лежит на земле или точнее на перегное, оставленном окончательно истлевшей травой; слой стеблей позднейшего происхождения, еще не оторвавшихся от корней, прикрывает более старые слои, защищая их от сдувания ветром» (Избр. соч., 1949, т. II, стр. 197).

Почти одновременно с Докучаевым начал свои исследования П. А. Костычев, более четко сформулировавший зависимость накопления органических веществ в почве от ежегодного прироста надземных и подземных органов высших растений и накопления их отмерших частей. Он ввел (1885) в литературу понятие «прирост растений на определенной площади» и показал, что количество накапливающихся в почве органических веществ [1] зависит от количества разложившихся в течение года остатков растений. Им же были (1889) поставлены и первые опыты по разложению растений, на основании которых выяснилась роль бактерий и грибов в этом процессе и были получены интересные результаты по скорости разложения растительных остатков в лабораторных и естественных условиях. Эти опыты позволили Костычеву высказать мнение, что разложение растительных остатков всего быстрее протекает на поверхности почвы. Однако проникновение в глубь почвы продуктов распада, разлагающихся на поверхности остатков растений, по его мнению, оказывается невозможным. Поэтому «. . .растительные корни. . . являются единственным источником накопления в почве органических веществ» (Курс лекций по почвоведению, 1886—1887 г., изд. 1940 г., стр. 28).

Костычев (1889) возражал Докучаеву по поводу возможности проникновения органических веществ в глубь почвы и неоднократно выступал против высказываний последнего о том, что гумус может просачиваться в нижние слои почвы из ее верхних горизонтов и с поверхности.

Одновременно Костычев отмечал значительные различия в содержании зольных и органических веществ на непахотных землях, «находящихся вне культуры», и на полях. Причиной этих различий является ежегодное снятие урожая с полей, отчего почва их не получает обратно «все из нее взятое». Кроме того, по его данным, большое значение для накопления перегноя в почве имеет соотношение надземных и подземных частей растений. Так, например, у злаков подземные органы составляют от 8 до 50% от всей массы растений, у бобовых масса корней и масса стеблей во многих случаях одинакова; у степных растений масса корней всегда превышает массу их надземных органов. Хотя на самом деле, по мнению Костычева (1885), у многолетних травянистых растений общая надземная масса, образующаяся в течение всей жизни особи, превышает массу подземных органов, образующихся за тот же срок. Такие соотношения связаны с ежегодным отмиранием и отрастанием надземных побегов, в то время как отмирание и рост новых корней происходят более медленно и потому «их весовое количество возрастает незначительно» (Костычев, 1884). Последнее замечание является очень интересным, так как ставит вопрос не только о соотношении надземной и подземной частей растения, но и о колебаниях этой величины в зависимости от возраста растений и их отдельных органов. Не будучи ботаником, Костычев, однако, обратил внимание на значение цикличности развития травянистых растений, подчеркнув, что ежегодное отмирание их надземных органов имеет огромное значение.

---

[1] «(. . . или богатство ее перегноем)» (Костычев 1885, изд. 1949 г., стр. 61).

Важную роль растительности и ее мертвых надземных остатков в процессе почвообразования подчеркнул в своих работах В. Р. Вильямс, впервые сформулировавший наиболее четко представление о большом, геологическом, и малом, биологическом, круговоротах веществ в планетарном масштабе. Свои взгляды по этим вопросам он впервые опубликовал в 1914 г. в первом выпуске курса «Почвоведения», а затем повторил почти без изменений во всех последующих изданиях своих трудов (1922, 1939 и др.). Важнейшим звеном почвообразовательного процесса он считал, как известно, взаимодействие между растениями и почвой, осуществляемое благодаря накоплению и разложению мертвых растительных остатков. Следует заметить, что он первый наиболее четко сформулировал положение о том, что всякое растительное сообщество включает в себя две группы растений: 1) зеленые высшие растения, созидающие органическое вещество и 2) безхлорофильные низшие растения (бактерии и грибы), его разрушающие, обратив, таким образом, внимание на связь между автотрофами и гетеротрофами в современном понимании. Особенно важным является его высказывание о том, что накопление в почве органических веществ зависит не только от ежегодного отмирания высших зеленых растений, но протекает различно в растительных сообществах, образованных различными жизненными формами растений. Так, у древесных растений корневые системы и «стеблевые органы» остаются живыми в течение очень продолжительного времени. Вильямс считал, что у них ежегодно отмирают бóльшая часть листьев и молодые побеги (примерно $^9/_{10}$ из всех развивающихся весной), а также цветки, плоды и некоторая часть коры. Эти отмершие части откладываются исключительно на поверхности почвы, образуя мощный слой лесной подстилки. Подземные органы у деревьев отмирают ежегодно, но в небольшом количестве, и поэтому в лесах основную массу органического вещества в почву дает надземный опад.

В травянистых формациях органическое вещество из отмерших остатков растений откладывается как на поверхности почвы, так и в ее толще. Масса отмерших подземных органов травянистых растений превышает их надземные остатки, несмотря на то что надземные органы отмирают у них почти полностью. Это связано, по мнению Вильямса, с тем, что основная часть травы (т. е. надземная зеленая масса) на лугах и степях поедается многочисленными травоядными животными. Вильямс считает, что в лесах основная масса отмерших остатков растений скопляется на поверхности почвы, на лугах и в степях в ее толще.

Разделяя «травянистые формации» на степи и луга, Вильямс подчеркивал, что различие между этими двумя понятиями «. . . основано только на моменте ежегодного отмирания травянистого покрова этих угодий. . . луг отмирает в начале зимы, с наступлением морозов. . . степь отмирает летом. . .» (Вильямс, 1939 : 63). У луговых или дерновых растений отмирание всех надземных органов происходит глубокой осенью или зимой. Живыми у них остаются лишь органы их бесполого размножения: подземные побеги, корневища, клубни, луковицы. Благодаря осенним дождям вся масса отмерших растений пропитывается водой и «мертвые органические остатки луговых или дерновых растений неизбежно попадают в условия анаэробиозиса» (Собр. соч., т. IV, 1949, стр. 40). Степные растения отмирают в середине или даже начале лета. «Надземные мертвые органические остатки этих растений, оставшиеся в сухом состоянии на поверхности почвы, не будут ложиться плотным слоем до тех пор, пока длительные осенние дожди не смочат их на продолжительное время, не лишат их свойственной им в сухом состоянии упругости и не прибьют к земле. Ясно, что мертвые органические остатки группы степных травянистых растений откладываются неизменно в условиях свободного доступа воздуха, или в условиях аэробиозиса» (там же, стр. 41). По Вильямсу, все растительные формации отличаются по видовому составу безхлорофильных растений, осуществляющих разложение мертвых остатков высших зеленых растений. В лесу, где мертвые остатки накапливаются на поверхности почвы и содержат дубильные вещества, основная роль при их разложении принадлежит грибам и анаэробным бактериям. В травянистых сообществах оно осуществляется только бактериями: на лугах — анаэробными, в степях — аэробными. Под влиянием жизнедеятельности всех этих компонентов и происходит созидание и разрушение органического вещества, т. е. осуществляется круговорот веществ, являющийся основой почвообразующего процесса. «Все элементы, входящие в состав органического вещества, находятся на земной поверхности в состоянии беспрерывного круговорота, и само органическое вещество представляет лишь одну из мимолетных стадий, один из статических моментов, слагающих в своей непрерывной последовательности цикл грандиозного динамического процесса — круговорота веществ на земной поверхности» — писал Вильямс в 1922 г. (Собр. соч., т. IV, стр. 30). Этот малый биологический круговорот совершается на фоне большого геологического круговорота веществ всей планеты. Таким образом, Вильямсу принадлежит приоритет введения этих терминов в их современном понимании, хотя это и не всегда подчеркивается в сводках, посвященных динамике органического вещества (Родин и Базилевич, 1965). Однако следует отметить, что в трудах Вильямса совершенно отсутствуют фактические данные и ссылки на труды и исследования его предшественников и современников. Поэтому его концепции трудно сопоставить с материалами других исследователей. На это обратил внимание еще в 1916 г. В. Н. Сукачев, писавший, что Вильямс «совершенно не считается со всей существующей литературой, нигде не цитирует ни одной работы, даже не отмечая, что говорит он на основании своих исследований и что — опираясь на данные других авторов» (стр. 26).

По мнению И. В. Тюрина (1951), предшественником Вильямса в понимании сущности почвообразовательного процесса, в основе которого лежит синтез органического вещества высшими зелеными растениями и разрушение его низшими гетеротрофными организмами, является Костычев. Однако анализ литературных материалов показывает, что эти же идеи развивались последовательно в то время и другими почвоведами. Очень большое значение круговороту веществ уделяли и микробиологи. Так, один из создателей русской школы микробиологов С. Н. Виноградский, по словам своего ученика и последователя В. Л. Омелянского (1913 : 213), считал, что под влиянием деятельности микробов «все главнейшие группы органических веществ, встречаемые в теле животных и растений. . ., разлагаются на более простые соединения вплоть до полной их минерализации, когда они вновь становятся доступными для питания растений и вовлекаются, таким образом, в новый круговорот». В конце 90-х годов прошлого и в начале нынешнего века процессам разложения растительных остатков уделялось очень много внимания. Над этими проблемами работали в Париже С. Н. Виноградский и В. Л. Омелянский, в Мюнхене — М. Вольни, в Петербурге — ученик Н. М. Сибирцева, молодой С. П. Кравков (1908, 1912). Примерно в эти же годы выступает с результатами своих исследований по разложению органических веществ в зависимости от условий аэрации и Г. Потонье. А сам Вильямс в конце 90-х годов занимается в Париже под руководством Л. Пастера бактериологией и слушает в Мюнхене лекции М. Вольни. Поэтому основные высказывания Вильямса о разложении растительных остатков следует связывать со всеми работами упомянутых авторов.

Точно так же необходимо напомнить, что в это же время Е. Варминг (1902) выступил с идеей о значении ритмики развития растений для классификации растительности, подчеркнув, что луга и степи отличаются между собой тем, что первые имеют один период покоя, обусловленный холодными зимними условиями, а в степях наблюдается еще второй перерыв вегетации — летом, вызванный высокими температурами воздуха и недостатком влаги в почве. По мнению Вильямса, именно этими различиями в ритмике развития лугов и степей и обусловливается разница в сроках отмирания растений и накопления на поверхности почвы слоя мертвых растительных остатков, затем их разложения и поступления в почву органических веществ.

Следует отметить, что еще раньше Вильямса А. Н. Бекетов в небольшой заметке «О Екатеринославской флоре» (1886) поднял вопрос о значении жизненных форм растений при накоплении перегноя. Поскольку отмирание надземных органов и накопление опада у различных жизненных форм (однолетние травы, многолетние травы и деревья) происходит различно, Бекетов подчеркивает, что однолетние травы дают минимум перегноя, несмотря на то что у них ежегодно происходит отмирание и надземных, и подземных частей. Деревья и кустарники образуют «главную массу своего вещества в воздухе (ствол, ветви, листья) и, подобно однолетним травам, дают minimum перегноя внутри самой почвы. . . они гниют преимущественно при обильном притоке воздуха, накопляя гумус на поверхности почвы. Совершенно иное представляют собою. . . многолетние травы: у них под землей не только корни, но еще и стебли с ветвями. Эти подземные стебли, или корневища, нередко составляют главную массу растения. Особенность подземных стеблей заключается в том, что они постоянно отгнивают со своего заднего конца, возрастая с переднего. Следовательно, многолетние травы образуют maximum перегноя внутри почвы, потому что у них под землей гниют не только корни, но и стебли с их ветвями. Ежегодный прирост дерева в стволе и ветвях остается при нем на десятки, иногда и на сотни лет, а ежегодный прирост многолетней травы сгнивает уже на второй год или в один из ближайших годов» (стр. 20). По мнению Бекетова, «. . . для того чтобы установить правильное соотношение между массой вещества, производимого одним деревом, в продолжение всей его жизни, и массой вещества, произведенного многолетней травой в течение ее существования, следует вычислить массу всех тех сгнивших побегов многолетней травы, которые сменили друг друга с того момента, когда эта травка пустила свой первый росток из семени и до побега ее в настоящем году» (стр. 21). Эти высказывания Бекетова являются весьма существенными и близкими к современным воззрениям на значение побегообразования в жизненном цикле растений. Они перекликаются с мыслями Костычева (1885) о значении отдельных органов растений для образования органического вещества в почве. Кроме того, они показывают, как глубоко волновали в 80-х годах прошлого века исследователей природы в России вопросы почвообразования, новой науки о почве. Несомненно также, что в оценке значения жизненных форм растений при накоплении надземного опада и органического вещества в почве, Бекетова следует признать предшественником Вильямса.

Подытоживая сказанное, можно выделить как бы три линии или три направления в изучении надземного опада, намеченные работами основоположников русского почвоведения.

1) Докучаев и Измаильский, обратив внимание на влагозащитное «гидрологическое» значение степного войлока, способствовали изучению не только условий существования растений под влиянием накопления на поверхности почвы мертвых растительных остатков, но и изучению динамики степной растительности. Непосредственными продолжателями исследований, начатых Докучаевым в этом направлении, являются Г. И. Высоцкий и И. К. Пачоский. Оба они отметили значение накопления мертвых надземных остатков на поверхности почвы не только для водного режима степей, но и для существования степных растений и степной растительности. Их исследования выяснили, что накопление степного войлока в степях объясняется заторможенным их разложением благодаря летне-осенним засухам и зимним промерзаниям почвы (Высоцкий, 1898, 1905). Изучение Высоцким (1915) накопления и уничтожения на поверхности почвы мертвого покрова показало, как резко меняются при этом условия существования растений и происходит смена растительности. Пастбищная дигрессия и связанная с ней ксерофитизация степной растительности обусловлены уничтожением степного войлока, надземного опада, в то время как накопление его при отсутствии покоса и выпаса

ведет к мезофитизации травостоя и также его изменению, вызывая его олуговение (Пачоский, 1904, 1908, 1917). Исследование обоих этих авторов открыли новую страницу в изучении растительности наших степей, положив начало детальному исследованию их растительного покрова и его динамике.

2) Работы Костычева и Вильямса сыграли огромную роль в развитии почвоведения, агрохимии, в учении о плодородии почвы, о почвенном гумусе и т. д. Наиболее ярко значение накопления и разложения мертвых растительных остатков при изучении органической части почв отражено в работах И. В. Тюрина (1937, 1965), С. А. Ваксмана (1937), М. М. Кононовой (1949, 1950, 1951), В. В. Пономаревой (1964, 1966) и других. В последние годы исследования по накоплению и разложению опада начали проводиться совместно почвоведами и геоботаниками при комплексных стационарных исследованиях. Такие работы проводились в Центрально-Черноземном заповеднике Е. А. Афанасьевой (1966) и А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1966), а также на базе БИН АН СССР в Отрадном И. В. Игнатенко и др. (1968).

3) Идеи Бекетова и Вильямса о значении жизненных форм растений, ритмики их развития и особенно отмирания, для накопления опада и процессов почвообразования оказались забытыми. Только в последнее время благодаря возросшему интересу к биоморфологическому изучению жизненных форм (Серебряков, 1964а,б; Борисова, 1965; Голубев, 1965г; Горшкова, 1966, и др.) и к сезонной ритмике развития степных и луговых сообществ (Борисова и Попова, 1966; Беспалова и др., 1966; Джалилова, 1971) становится ясным, что изучение накопления опада необходимо связывать не только с отмиранием, но и с ритмикой побегообразования растений, а также с изучением феноритмотипического состава сообществ. Ежегодное отмирание зеленой ассимилирующей массы, так же как и ежегодное нарастание ее являются характерной чертой развития не только травяных, но и лесных типов растительности, но протекают различно у разных жизненных форм растений. Они сопровождаются накоплением на поверхности почвы надземных растительных остатков и последующим их разложением. А. Н. Бекетов и В. Р. Вильямс являются первыми русскими ботаниками, обратившими внимание на связь этих процессов с накоплением органических веществ в почве. Поэтому их работы, так же как и труды В. В. Докучаева и П. А. Костычева, представляют несомненный интерес для изучения не только биологической продуктивности, но и всего цикла развития травяных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьева Е. А. (1966). Черноземы Средне-русской возвышенности. — Бекетов А. Н. (1886). О Екатеринославской флоре. — Беспалова З. Г., И. В. Борисова, Т. А. Попова. (1966). Степная зона. В кн.: Методика фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. — Борисова И. В. (1965). Ритм сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 17. — Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1966). Значение исследования биолого-морфологических особенностей растений для разработки методики учета и их биологическая продуктивность. Бот. ж., 51, 9. — Ваксман С. А. (1937). Гумус, происхождение, химический состав и значение его в природе. — Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). — Вильямс В. Р. (1914). Почвоведение, 1. — Вильямс В. Р. (1922). Естественно-научные основы луговодства или луговедение. Собр. соч., IV, 1949. — Вильямс В. Р. (1939). Почвоведение. (Земледелие с основами почвоведения). 4-е изд. — Высоцкий Г. Н. (1898). Природа и культура растений на Велико-Анадольском участке. Тр. экспед., снаряжен. Лесным департаментом под руков. проф. В. В. Докучаева. Сборн. отдел., 2. Избр. соч., I, 1962. — Высоцкий Г. Н. (1905). Степи европейской России. Полная энциклопедия русск. сельск. хозяйства, 9. — Высоцкий Г. Н. (1915). Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. Бюро по прикл. ботанике, 8. — Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. — Джалилова А. О. (1971). Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении продуктивности злаков. Бот. ж., 56, 3. — Докучаев В. В. (1883). Русский чернозем. Отчет Вольному экономическому обществу. Тр. ВЭО, 3, 4, Избр. соч., I, 1948. — Докучаев В. В.

(1892). Наши степи прежде и теперь. Избр. соч., II, 1949. — Игнатенко И. В., В. П. Кириллова и В. Н. Макаревич. (1968). Динамика накопления и разложения фитомассы мелкозлаково-разнотравного луга. В сб.: Памяти акад. В. Н. Сукачева. — Измаильский А. А. (1892). Как высохла наша степь. В сб.: Классики русской агрономии в борьбе с засухой. — Кононова М. М. (1949). Проблема гумуса и современное ее состояние. Сб. памяти акад. В. Р. Вильямса. — Кононова М. М. (1950). О характере циклов накопления—разложения органических веществ в травопольных севооборотах в различных почвенно-климатических условиях. Почвоведение, 11. — Кононова М. М. (1951). Проблемы почвенного гумуса и современные задачи его изучения. — Костычев П. А. (1884). Об условиях образования черноземных почв. Тр. ВЭО, 3, 2. — Костычев П. А. (1885). Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. — Костычев П. А. (1886—1887). Почвоведение. (Курс лекций). Изд. 1940. — Костычев II. А. (1889). Образование и свойства перегноя. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XX, отд. Ботаники. — Костычев П. А. (1890). Связь между почвами и некоторыми растительными формациями. Тр. VIII съезда естествоисп. и врачей в 1889 г., секция ботаники, Отд. V. — Кравков С. П. (1908). Материалы по изучению процесса разложения растительных остатков в почве. — Кравков С. П. (1912). Исследования в области изучения мертвого растительного покрова в почвообразовании. Матер. по изуч. русских почв. — Макаревич В. Н. (1968). Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ. Бот. ж., 53, 8. — Макаревич В. Н. и В. М. Понятовская. (1971). Ветошь и подстилка на суходольных лугах. Бот. ж., 56, 3. — Омелянский В. Л. (1913). Основы микробиологии. — Пачоский И. К. (1904). Очерк растительности Днепровского уезда Таврической губернии. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., 26. — Пачоский И. К. (1908). Причерноморские степи. Зап. Общ. сельских хозяев Южн. России. — Пачоский И. К. (1917). Описание Херсонской губернии. II. Степи. — Пономарева В. В. (1964). Теория подзолообразовательного процесса. — Пономарева В. В. (1966). Биохимическое значение леса. ИАН СССР, сер. Географ., 5. — Потонье Г. (1920). Сапропелиты. — Родин Л. Е. п Н. И. Базилевич. (1965). Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. — Семенова-Тян-Шанская А. М. и Н. И. Никольская. (1960). Состав и динамика надземной массы травостоев в степях и на лесных полянах Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черноземн. гос. запов., VI. — Серебряков И. Г. (1964а). Жизненные формы высших растений и их изучение. В кн.: Полевая геоботаника, 3. — Серебряков И. Г. (1964б). Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 59, 5. — Сукачев В. Н. (1916). О «Теории дернового процесса» проф. В. Р. Вильямса. Почвоведение, 2. — Тюрин И. В. (1937). Органическое вещество и его роль в почвообразовании и плодородии. — Тюрин И. В. (1951). Значение работ П. А. Костычева для почвоведения и земледелия. В кн.: П. А. Костычев. Избранные труды. — Тюрин И. В. (1965). Органическое вещество почвы и его роль в плодородии.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 XII 1971).

УДК 001.5 : 577.17 : 58

М. Я. Школьник

ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО МИКРОЭЛЕМЕНТАМ ДЛЯ НЕКОТОРЫХ РАЗДЕЛОВ БОТАНИКИ

С 4 рисунками

M. YA. SHKOLNIK. SIGNIFICANCE OF STUDIES OF MICROELEMENTS FOR SOME DIVISIONS OF BOTANY

В данном обзоре прослежены различные аспекты значения исследований микроэлементов в различных разделах ботаники, в частности — в таксономии растений, ботанической географии и экологии, геоботанике, морфологии, в эмбриологии и генетике растений, тератогенезе, синтезе биологически активных веществ.

Еще в начале 30-х годов нашего столетия акад. С. П. Костычев писал: «Физиологическое значение минеральных веществ всеобъемлюще, и только ближе ознакомившись с их ролью, удалось экспериментально подойти к изучению наиболее таинственных отделов о жизни». Эти высказывания С. П. Костычева приобретают особое значение сейчас, когда достигнуты большие успехи в изучении физиологической роли микроэлементов.

Учение о микроэлементах включает не только раздел, касающийся их физиологической роли. В разработке проблемы микроэлементов принимают участие как физиологи, биохимики и экологи растений, так и представители ряда других ботанических дисциплин.

Основоположник науки о микроэлементах Владимир Иванович Вернадский считал, что разгадка жизни не может быть получена путем изучения только живых организмов. Для ее разрешения необходимо обратиться к первоисточнику жизни — земной коре, т. е. к свойствам химических элементов, составляющих земную кору. Последующее развитие науки показало правильность высказываний В. И. Вернадского, и уже сейчас мы хорошо знаем, какое важное значение имеет проблема микроэлементов в выяснении сущности жизненных явлений. Приведенные слова В. И. Вернадского касаются также вопроса происхождения жизни, происхождения и развития растительного мира.

Микроэлементы и развитие растительного мира; микроэлементы и таксономия растений

Растения обладают способностью избирательно поглощать различные минеральные элементы из окружающей среды. Эта способность изменялась на разных этапах эволюции в связи с изменениями в составе биосферы.

Е. Е. Успенский (1915), а позже Е. А. Бойченко (1966), обратили внимание на то, что переход биосферы из анаэробной в аэробную, в котором большую роль сыграли растения, сопровождался эволюцией обмена веществ в направлении осуществления отдельных реакций при более высоком окислительно-восстановительном потенциале. Это привело к увеличению потребности в марганце, который находится в хлоропластах в комплексе с галактопидами, обладающем высоким окислительно-восстановительным потенциалом, допускающим возможность его участия в реакциях, ведущих к выделению кислорода в процессе фотосинтеза.

Фотосинтезирующие бактерии восстанавливают углекислоту без выделения кислорода по типу фоторедукции. Значения окислительно-восстановительных потенциалов в их культурах сравнительно низки и им почти не нужен марганец (Кондратьева, 1963). У зеленых растений переход от более древнего гетеротрофного типа питания к фотоавтотрофному связан с поднятием окислительно-восстановительного потенциала (Работнова, 1957). Одновременно в тысячу раз возрастает потребность в марганце (Эйстер и др., 1962).

Систематическое изучение химического состава разнообразных видов растений и животных позволило В. И. Вернадскому и А. П. Виноградову сделать вывод, что элементарный химический состав организмов является характерным видовым признаком.

Согласно Виноградову (1952), в процессе эволюции виды организмов приобрели и закрепили не только свою морфологическую структуру, но и свой химический состав. Виноградов указывает, что содержание микроэлементов у разных организмов имеет строгий порядок и часто в пределах рода, семейства закономерно изменяется от вида к виду. Естественно, что существует иногда значительный размах колебаний химического элементарного состава вида, особенно у экземпляров, взятых из разных местообитаний, но в основном все же при этом специфика элементарного состава вида сохраняется.

Морские водоросли могут служить прекрасным примером корреляции элементарного состава и таксономического положения вида (Виноградов, 1965). Среди двух наиболее распространенных семейств бурых водорослей, *Laminariaceae* и *Fucaceae*, у первых известны роды и соответствующие виды, исключительно богатые по содержанию йода — род *Laminaria*.

Все *Fucaceae* во всех морях всегда беднее йодом, чем *Laminariaceae*. Среди красных водорослей также известны роды (и виды среди них) с разным содержанием йода. Другим примером является распределение молибдена в растениях. Наиболее высоким содержанием молибдена в растениях, и особенно в семенах, отличаются виды сем. *Leguminosae* и в первую очередь виды подсем. *Mimosoideae* и *Papilionate*. Здесь мы встречаем виды, для которых содержание молибдена является видовым признаком. Подтверждением идей Виноградова мы находим в работе С. Тешабаева (1970), посвященной таксономическому значению микроэлементного состава растений песчаной пустыни на примере рода *Calligonum*. Этим автором показано, что жузгун тонкокрыловидный *Calligonum alatiforme* N. Pavl. и жузгун безлистный *C. aphyllum* (Pall.) Gürke, которые морфологически трудно различимы, из-за чего определение их встречает затруднения у систематиков, хорошо различаются по содержанию элементов группы железа. Так у жузгуна безлистного содержание железа в 3.4 раза и никеля в 1.8 раза больше, чем у жузгуна тонкокрыловидного.

Таксономическое значение химического элементного состава растений становится еще более наглядным, если сравнивать не абсолютные концентрации элементов, а их отношение друг к другу. Тешабаевым показано также, что изменение содержания большинства изученных элементов у видов разных секций рода *Calligonum* связано с историей их развития. Так, виды наиболее древней секции *Pterococcus*, формировавшиеся в условиях гипсовой пустыни, относительно богаты такими микроэлементами, как железо, марганец, кобальт, медь. Виды наиболее молодой секции *Eucalligonum*, которые в процессе эволюции адаптировались к низкому уровню микроэлементов в песчаном субстрате, закрепили за собой бедность микроэлементного состава в качестве систематического признака. Представители секции *Pterygobasis* по концентрации микроэлементов, а также по строению плодов служат связующим звеном между видами секции *Pterococcus* и *Eucalligonum*.

Что касается секции *Calliphysa*, то единственный представитель этой секции — жузгун ситниковый *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. отличается повышенным содержанием магния, кальция, натрия, так как филогенетическое развитие этого вида шло самостоятельно в направлении приспособления к выходам гипсовых пород третичного и мелового возраста и к засоленным глинистым субстратам. Повышение содержания натрия и магния и пониженное содержание марганца можно считать у жузгуна ситникового его специфическим таксономическим признаком.

Таким образом, химический элементарный состав растений, наряду с серологическими методами, может сыграть вспомогательную роль в систематике растений при изучении морфологически трудно различимых видов. Работы в этом направлении имеют большую будущность.

Микроэлементы, ботаническая география, геоботаника и экология

С развитием ботанической географии и экологии постепенно накапливался материал по влиянию на растительность условий геохимической среды. Ботанико-географы и систематики давно обратили внимание на специфичность флоры, связанной с выходом мела и других известковых пород, чему посвящена соответствующая литература. Другим примером является флора, связанная с засолением почв — галофитная флора.

Ботаники обратили внимание не только на меловую и галофитную флору, но и на растительность территорий, обогащенных определенными микроэлементами. Была описана галмейная флора, распространенная на почвах, обогащенных цинком, селеновая флора, медная флора, флора никелевых, хромитовых, кобальтовых, баритовых, бериллиевых и других рудопроявлений.

Особое внимание было уделено серпентинитовой флоре, развивающейся на серпентинитах и продуктах их выветривания. Эти почвы обогащены никелем, хромом, кобальтом и медью и у них снижено содержание кальция. Серпентинитовая флора насчитывает до 60 эндемических видов. На рис. 1, который мы заимствовали из книги Шютте (Schütte, 1964), показано, что на выходах серпентинитов, границы которых выделены белой линией, растительность сильно обеднена, в ней отсутствуют неустойчивые к высоким концентрациям Ni, Cr, Co и Cu виды, которые распространены на соседних местообитаниях.

Таким образом, уже к началу нашего века, особенно к 20-м годам, был накоплен огромный фактический материал флористического и химического характера, указывающий на связь между растениями и геохимической средой. Однако глубокое понимание этой связи сделалось возможным только с возникновением биогеохимии — науки о единстве жизни и геохимической среды, основоположником которой был В. И. Вернадский (1940).

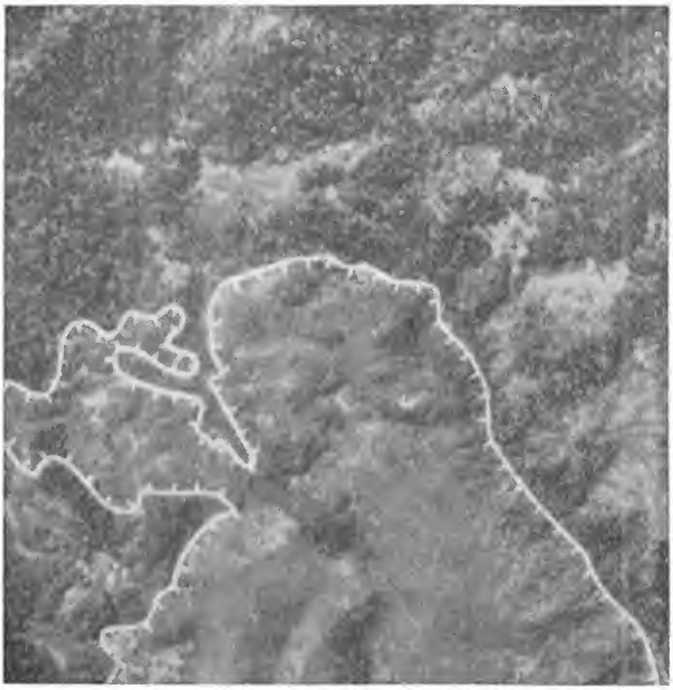


Рис. 1. Растительность на выходах серпентинитов (по Schütte, 1964).

Идеи Вернадского о биогенной миграции химических элементов послужили стимулом для развития ряда новых направлений, в том числе индикационной геоботаники, фитоиндикации и биогеохимического метода поисков полезных ископаемых, которые дали большой материал для геохимической экологии растений.

Работы Вернадского нашли блестящее развитие в исследованиях А. П. Виноградова, который создал учение о биогеохимических провинциях (Виноградов, 1938), в пределах которых наблюдается определенная реакция у организмов на избыток или недостаток микро- и макроэлементов. В основе учения о биогеохимических провинциях лежит представление о миграции микро- и макроэлементов в системе почва—растение—животный организм.

Виноградов разделил биогеохимические провинции на зональные и интразональные (азональные). К первым относятся провинции, связанные преимущественно с недостатком какого-нибудь химического элемента, приуроченные к определенным почвенно-климатическим зонам, вторые связаны с избытком элементов и могут встречаться в любой зоне независимо от почвенно-климатических условий. Они распространены в областях образования ареалов рассеивания солевых отложений, вулканических эманаций, рудных тел и месторождений.

В настоящее время в разных странах мира описаны биогеохимические провинции, связанные с недостатком или избытком более чем 30 химических элементов (Ковальский, 1960, 1969). В последней из этих работ приведена схематическая карта биогеохимических провинций СССР.

Данные об эндемических заболеваниях и явлениях изменчивости растений в связи с избыточностью и недостаточностью макро- и микроэлементов в различных биогеохимических провинциях, обобщены в работе автора настоящей статьи (Школьник, 1960).

Согласно Виноградову, организмы, встречаясь с недостатком и особенно с избытком химических элементов в биогеохимических провинциях, либо погибают, либо в результате сильных нарушений в обмене веществ изменяются морфологически, либо остаются неизменными, но вырабатывают физиологическую резистентность к необычным концентрациям химических элементов. У неадаптированных форм, кроме эндемических заболеваний, проявляется разнообразная изменчивость, связанная с нарушением генеративной функции, что часто ведет к гибели растений.

Приведенная выше иллюстрация влияния на растительность выходов серпентинитов подтверждает сказанное. Можно привести и другие примеры, показывающие, как избыток химических элементов в почве ведет к выпадению некоторых видов растений и образованию своеобразных местных фитоценозов. Так, К. Н. Игошиной (1966) показано, что флора ультраосновного массива Рай-Из на полярном Урале по числу видов вдвое беднее, чем на соседних сланцевых горах. Значительное число видов, широко представленных на сланцах, полностью отсутствует на ультраосновном массиве. С другой стороны, выделяется группа видов, специфичных для ультраосновного массива и редко встречающихся на сланцах. В лаборатории микроэлементов Ботанического института АН СССР показано (Парибок и Алексеева-Попова, 1966; Алексеева-Попова, 1970), что ультраосновные породы, почвы и произрастающие на них растения отличаются значительно более высоким содержанием Cr, Mg, Fe и особенно Ni и пониженным содержанием Ca по сравнению со сланцевыми породами, почвами и растениями на них; этим объясняется обеднение флоры на ультраосновном массиве по сравнению со сланцевым.

Изучение биогеохимических провинций составляет основу геохимической экологии, самой молодой отрасли экологии, нашедшей наибольшее развитие в нашей стране (Ковальский, 1963). С точки зрения этой науки, азональные биогеохимические провинции с естественным обогащением почв микроэлементами представляют большой интерес, так как здесь особенно сильно проявляется изменчивость обмена веществ у растений, наблюдается обострение естественного отбора, усиление расхождения физиологических и морфологических признаков и, следовательно, возникновение новых разновидностей или форм растений.

Так, в США и некоторых других странах среди домашних животных встречается тяжелая, так называемая «щелочная болезнь» или «алкалоз», вызванная избытком селена в почве. Выявилось, что астрагалы, а также *Xylorhiza parryi* Qvene, *Oönopsis condensata*, *Stanleya pinnata* Britt. являются концентраторами селена. Оказалось, что почвы с высоким содержанием селена отличаются наибольшим многообразием видов астрагалов. Предполагается, что эволюция рода астрагалов шла, вероятно, в условиях высокого содержания селена в почвах, по примеру того, как, скажем, эволюция сем. *Chenopodiaceae*, *Frankeniaceae* и *Tamaricaceae* шла, по-видимому, в условиях значительного засоления почвы. Итоги исследований по селену обобщены в книге Розенфельда и Бита (Rosenfeld a. Beath, 1964).

Существуют также концентраторы алюминия, это многие виды *Theaceae*, большинство *Melastomaceae*, многие *Euphorbiaceae* (*Baccaurea* и *Apo-*

rosa), *Diapensiaceae* и *Symplocaceae*. Было найдено (Faber, 1927), что *Vaccinium varingiaefolium* Miq. var. *lucidum*, *Rhododendron retusum* Benn. и *Ficus diversifolia* Blume, растущие на очень кислых почвах Явы, с высоким содержанием подвижного алюминия, требовали для своего роста алюминия, хотя аккумуляция этого элемента происходит у них только в корнях. Выявилось также, что три вида папоротников — аккумуляторов алюминия — *Alsophila australis* R. B., *Aspidium filix-mas* Gray и *Polypodium proliferum* Kaulf.— не могут нормально развиваться при недостатке алюминия (Tauböck, 1942). Эти факты указывают на то, что специфика концентрирования у некоторых растений бывает настолько прочно связана с обменом веществ, что при отсутствии данного элемента нарушается жизнедеятельность организма.

Приведенные примеры подтверждают тезис Виноградова, что дальнейшее изучение биогеохимических провинций и анемий, в том числе и палеобиогеохимических провинций, внесет большой вклад в наши представления об эволюции организмов в связи с геохимической историей земли. Ботаники все еще уделяют мало внимания этой проблеме. Так, например, в интересной книге В. Н. Васильева «Физико-географическая среда и видообразование» (1966) эти вопросы совсем не находят отражения.

Геохимической экологией накоплен большой материал об адаптации растений к различному содержанию микроэлементов. Исключительный интерес представляет вопрос о концентраторах микроэлементов, о которых уже шла речь. Здесь мы встречаемся с поразительными явлениями. В Норвегии, например, *Viscaria alpina* (L.) G. Don, *Melandrium dioicum* (L.) Cosson et Germ. могут расти на отложениях сульфида меди. Это же относится и к ряду других растений (Vogt, 1942).

На почвах, обогащенных тяжелыми металлами, происходит четко выраженная внутривидовая дифференциация. Например, имеются популяции *Festuca ovina* L., очень чувствительные к высоким концентрациям свинца, и популяции устойчивые, которые растут на почвах, содержащих до 4% свинца (Wilkins, 1960). Эти различия в устойчивости популяций не обязательно сопровождаются различиями морфологических признаков. Встречаются различия физиологического порядка, описанные многими авторами (Петрунина, 1971, и др.). Они обнаружены также у низших организмов — грибов и бактерий. Генетически детерминированные физиологические формы микроорганизмов, адаптированные к высокому содержанию Mo, V, Cu, Co, Se, были описаны в ряде работ (Ковальский и Летунова, 1966, и др.).

В некоторых случаях геохимическая дифференцировка популяций, видимо, может привести к появлению эндемических рас или даже видов. Такие явления описаны для почв, обогащенных медью, никелем, хромом, цинком, алюминием, селеном и другими элементами. Большой интерес представляет вопрос о механизмах адаптации растений к высоким концентрациям микроэлементов. Было установлено, что свойства устойчивости к высоким дозам меди можно перенести на неустойчивые к меди дрожжевые клетки с помощью РНК, выделенной из устойчивых к высоким концентрациям меди дрожжевых клеток.

Следует сказать также о фактах адаптации в биогеохимических провинциях с недостатком микроэлементов. Северогерманская равнина является примером биогеохимической провинции с недостатком меди. Она имеет адаптированную флору. Это — район богатых гумусом песчаных почв; органическое вещество почвы очень быстро фиксирует медь и делает ее недоступной для большинства растений. В этой среде способность произрастать тесно связана со способностью растений поглощать медь. Характерные для этого района вересковые, *Calluna vulgaris* (L.) Hill и *Erica tetralix* L., содержат значительные количества меди. То же относится и к другим растениям, таким как береза и гречиха.

В заключение необходимо еще остановиться на исследованиях по изучению формирования структуры фитоценозов естественных лугов под влиянием микроэлементов молибдена, меди и бора, выполненных в Латвийской ССР (Клявиня, 1967; Юкна, 1967; Фатаре, 1968). Изучение этими авторами индикаторного значения лугового растительного покрова дало возможность выделить ряд видов растений, отдельных формаций и групп фитоценозов луговой растительности, которые с известной степенью достоверности могут служить показателем определенной обеспеченности почв микроэлементами. Имеются исследования, вскрывающие роль микроэлементов как посредников между микроорганизмами и высшими растениями в фитоценозе (Филиппова и др., 1966). Показана возможность с помощью микроэлементов бора, цинка, меди и молибдена улучшения качества травостоя за счет увеличения массы бобовых растений и значительного увеличения общего выхода растительных белков с единицы площади (Корякина, 1965, и др.).

Микроэлементы, тератология, морфология и эмбриология

Под влиянием высоких концентраций в почве определенных микроэлементов — бора, никеля, хрома, кобальта, цинка, свинца и других, встречающихся в биогеохимических провинциях, — наблюдаются различные тератологические изменения у растений.

На Южном Урале на ультраосновных породах с избытком никеля, хрома, кобальта и меди были обнаружены безлепестковые формы *Pulsatilla patens* (L.) Mill., уродливые стерильные цветки *Linosyris villosa* (L.) DC. и *L. tatarica* (Less.) C. A. Mey. (Сторожева, 1954). Н. С. Петрунина (1965) обнаружила на минеральных почвах, где медь преобладала над никелем, крайнюю степень карликовости у *Potentilla bifurca* L., образование плотных шаровидных подушек с массой ювенильных побегов с недоразвитыми листьями (рис. 2). Распластанная подушкообразная форма *Kochia prostrata* Schrad. была обнаружена на гидроборацитовых месторождениях А. М. Швыряевой и Н. С. Малашкиной (1960). у *Anabasis salsa* v. *depressa* Benth. авторы наблюдали распластанные формы, у которых членики приобретали бутылкообразную форму. В биогеохимических провинциях, обогащенных свинцом и никелем, Н. С. Малашкина (1960) обнаружила измененную форму мака крупнолистного: вместо венчика с цельными краями цветки имели рассеченные лопастные края венчика. Были встречены также экземпляры с махровыми цветками.

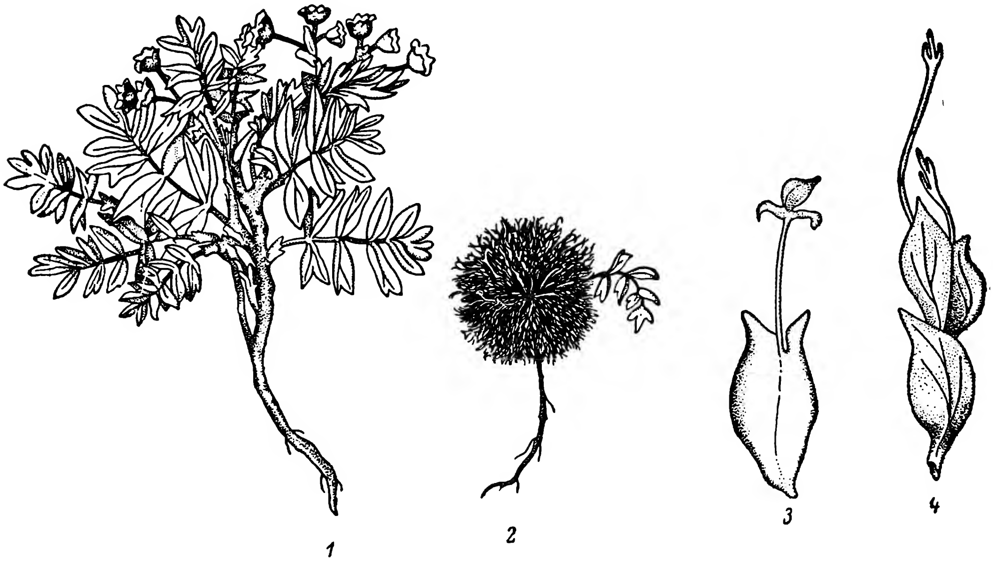


Рис. 2. *Potentilla bifurca* L. (По Петруниной, 1971).

1 — нормальная форма; *2—4* — измененная форма (при избытке меди): *2* — общий вид растения; *3* — недоразвитый лист (увел. 10); *4* — укороченный побег (увел. 10).

Существует много описаний тератологических изменений, вызванных недостатком цинка: мелколистность и розеточность плодовых растений, уродливость плодов ананаса; кроме того, формативные изменения, вызванные недостатком молибдена — нитевидность листьев капусты; деформация и рассеченность листьев у малины, фасциация плодов у земляники, чашевидность и гофрированность листьев и карликовость у винограда, вызванные недостатком бора и др. Своеобразные тератологические изменения были обнаружены (Школьник и Маевская, 1960, и др.) под влиянием борной недостаточности у подсолнечника и томатов в условиях эксперимента: рассеченность и асимметричность листьев, почти полная потеря листовой пластинки у подсолнечника и полная потеря последней у томатов, всевозможные фасциации листьев и стеблей, изменения в листорасположении и др.

Среди терат, появляющихся под влиянием недостатка или избытка микроэлементов, мы встречаем махровость цветков, различного рода фасциации, пролификации, т. е. такие аномалии, которые, согласно Ал. А. Федорову (1958), должны быть приняты во внимание при изучении изменчивости растений и которые имеют то или иное формообразовательное значение.

Известно, что многообразные тератологические изменения у растений являются следствием нарушений образовательной деятельности меристем, нарушений ритмики деления клеток, сопровождающих заложение и развитие органов (Данилова, 1961, и др.). В ряде исследований (Школьник и Смирнов, 1970; Смирнов и др., 1971) было обнаружено, что тератологическим изменениям, вызываемым различными факторами, всегда сопутствует высокая активность рибонуклеазы, ведущая к нарушениям в делении клеток (Kaufmann a. Das, 1954) и к деградации ядрышка, ответственного за подготовку клеток к делению (Jurand и др., 1962; Простакова, 1968). Действительно, как было показано в работе Х. А. Алексеевой (1971), при недостатке бора, вызывающем тератологические изменения, происходит деградация ядрышка. То же самое происходит под влиянием высокой температуры (Jain, 1957), также ведущей к формативным изменениям.

Аномалии в делении клеток могут произойти также при нарушении структурного состояния хроматина, от которого зависит функциональная активность последнего (Конарев, 1966). При борной недостаточности, вызывающей тератологические изменения, происходит переход части диффузного активного хроматина в компактный (Школьник и др., 1972). Такое же явление наблюдалось под влиянием некоторых других факторов, ведущих к формативным изменениям — высоких доз 2,4-Д, гиббереллина (Конарев и Елсакова, 1965).

Недавно с помощью электронно-микроскопических исследований (Алексеева, 1971) был подтвержден факт уплотнения хроматина при борном дефиците. То же наблюдалось (Джейн) и под влиянием высокой температуры. Вместе с тем ряд авторов (Конарев, 1966; Ris, 1966; Арбузов и др., 1968) приходит к заключению, что усиление процессов транскрипции сопровождается увеличением в клетках активного, т. е. диффузного хроматина.

В литературе имеются данные о нарушениях при формативных изменениях, вызванных засолением, связи ДНК-гистон — депротеинизации ДНК, что может вести к выдаче ложной информации (Строганов и др., 1970). Недавно было показано (Куликов и др., 1970), что применение 2,4-Д ведет к нарушениям хромосомного аппарата — к усиленному появлению хромосомных аберраций, вызванных нарушением макромолекулярной структуры ДНК.

Все эти факты согласуются с гипотезой (Школьник, 1966), что физиологической причиной морфологических изменений у растений является нарушение специфики белковых синтезов. Некоторые авторы (Dykyi-Sajfertova, 1953; Ладонин и Свитцер, 1967) считают, что нарушение процесса клеточного деления можно объяснить передачей к центрам синтеза белка неправильной информации.

Нам представляется, что дальнейшее изучение молекулярно-биохимических механизмов тератологических изменений, вызванных избытком и недостатком микроэлементов и другими факторами, поможет использованию данных тератологии для познания изменчивости видов как основы формо- и видообразовательного процесса и для решения ряда вопросов филогении.

Морфологические аспекты проблемы микроэлементов не ограничиваются только вопросами тератогенеза. Недостаток определенных микроэлементов может привести и к отсутствию формирования некоторых органов, как это, например, наблюдается при недостатке бора, при котором у винограда совсем не образуется соцветий. У пшеницы отсутствуют пыльники (Школьник и Соловьева-Троицкая, 1962) (рис. 3) и пестики. Большие анатомические изменения наблюдаются при недостатке и избытке микроэлементов. Описаны анатомические изменения у растений при избытке стронция, никеля и других микроэлементов.

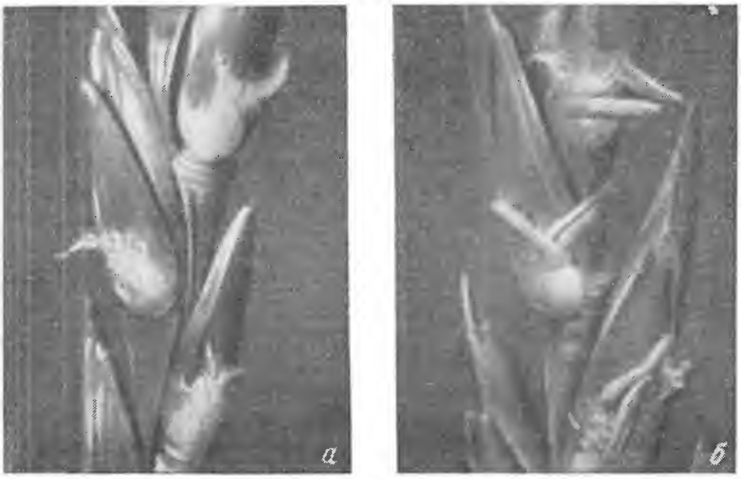


Рис. 3. Отсутствие пыльников у пшеницы при недостатке бора (по Школьнику и Соловьевой-Троицкой,1962).

а — цветки в колосках пшеницы, выращенной в отсутствие бора; тычинки с пыльниками отсутствуют; *б* — цветки в колосках пшеницы, выращенной в присутствии бора; видны тычинки с пыльниками.

Применение электронной микроскопии дало возможность обнаружить значительные нарушения в структуре клеточных органелл при недостатке микроэлементов. Недостаток Mg и Mn ведет к распаду рибосом, дефицит бора — к распаду полисом. При недостатке железа, марганца, бора и цинка наблюдаются нарушения в ламеллярно-гранулярной структуре хлоропластов (Островская и др., 1968; Vesk и др., 1966). При недостатке марганца нарушается структура митохондрий. При борном голодании хлоропласты дегенерируют, а клеточные стенки претерпевают глубокие структурные изменения еще до того, как появятся внешние признаки борной недостаточности (Кибаленко, 1966; Алексеева, 1971).

Еще в 40-х годах была обнаружена большая роль цинка в процессе оплодотворения. Без цинка растения вегетировали, но не давали семян. На горохе было показано (Reed, 1944), что цинк необходим для развития яйцеклетки и зародыша. При недостатке цинка происходит отмирание зародыша. У злаков при борном голодании образуется совершенно стерильный колос. Было показано (Троицкая и Батыгина, 1970) исключительно большое значение бора в макро- и микроспорогенезе пшеницы. При его недостатке наблюдаются значительные нарушения в спорогенной ткани пыльника. Многие ядра были полиплоидными. У растений, выращенных без бора, клетки спорогенной ткани находились на разных фазах деления, при этом наблюдалось нерасхождение хромосом и выбросы хроматина. Нарушения митоза и мейоза спорогенной ткани в отсутствие бора привели в дальнейшем к полной дегенерации гнезд пыльников, вследствие чего, по-видимому, не наблюдалось зрелых тычинок и нормально сформированной зрелой пыльцы. Описано разрушение всех элементов цветка при недостатке бора у сои (Шестаков и др., 1956) (рис. 4).

В. Е. Писареву и М. Д. Жилкиной (1954) удалось значительно усилить фертильность у различных отдаленных гибридов, в частности амфидиплоидов (яровая пшеница×яровая рожь) с помощью бора, с добавлением которого увеличилось не только число колосков в колосе, но и озерненность последних. Так, например, у тройного гибрида число зерен в одном колосе возросло под влиянием бора с 1.4 до 41.3.

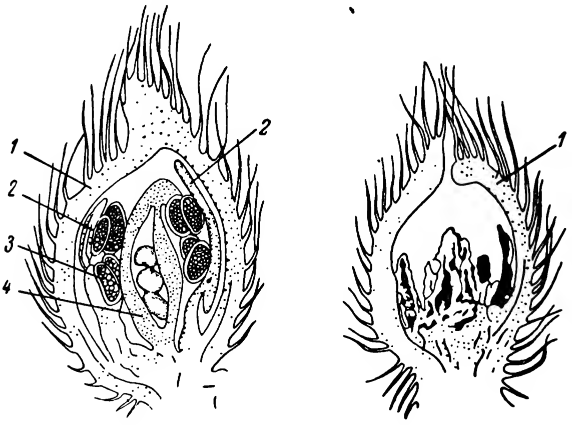


Рис. 4. Продольный разрез через бутоны сои. *Слева* с бором, *справа* без бора. (По Шестакову и др., 1956).

1 — чашелистики, *2* — лепестки, *3* — пыльники, *4* — пестик с семяпочками. В безборном варианте видно полное разрушение генеративных органов.

В. И. Фурсову (1965) с помощью цитохимических методов удалось показать, что в спермиях и ядрах зрелой пыльцы фертильных гибридов концентрируются бор и кальций, находящиеся в комплексе с нуклеопротеидами. У стерильных же гибридов на стадии споро- и гаметогенеза подавляется синтез нуклеопротеидов и нарушается обмен кальция и бора. Имеются сведения о влиянии меди на развитие завязей (Полухина и Масляная, 1962). Представляют интерес также имеющиеся данные (Бобко и Церлинг, 1938; Yamada, 1969) о положительном влиянии бора и кобальта на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок.

Высокие концентрации микроэлементов также приводят к большим нарушениям в формировании генеративных органов. В Индии описаны случаи стерильности цветков риса при избытке железа (Ponnamperuma и др., 1955). Н. С. Петрунина (1968) приводит данные о стерильности цветков при избытке микроэлементов в биогеохимических провинциях. У грудницы мохнатой *Linosyris villosa* (L.) DC. и грудницы татарской *L. tatarica* (Less.) C. A. Mey. она наблюдала недоразвитие цветков и ненормальное формирование соцветий. Таких фактов очень много.

Микроэлементы и генетика

В последние годы появился ряд работ, в которых была показана связь между минеральным балансом клетки и структурной целостностью хромосом (Мэзиа, 1963). Отсутствие кальция и магния в среде ведет к фрагментации хромосом и нарушению их структуры (Steffenson, 1955). Точно так же доказано, что не только поломки хромосом, но и другие межгенные перестройки (кроссинговер и другие) чувствительны к ионному окружению. Имеются данные о влиянии некоторых металлов на усиление появления хромосомных мутаций — аберраций (Moutschen-Dahmen a. Moutschen-Dahmen, 1963). Получены интересные сведения по индуцированию мутаций с помощью микроэлементов. Было обнаружено, что марганец и медь вызывают мутации через воздействие на структуру ДНК (Roberts a. Aldous, 1951). Обнаружено действие марганца на наследственную передачу дыхательной недостаточности у некоторых популяций дрожжей. Под влиянием этого элемента возникло большое число мутаций с измененным типом дыхания. Автор считает, что мутагенное действие марганца связано с аномальным синтезом белка в клетке. Большие исследования по изучению мутагенного действия микроэлементов провел шведский исследователь Розен (Rosen, 1964), получивший под влиянием высоких концентраций микроэлементов комплексообразователей — меди, цинка, железа, марганца и других, — хромосомные нарушения и генные мутации. Особенно сильное мутагенное влияние было получено им при совместном воздействии металлов и ионизирующей радиации. Розен считает металлы третьим важным мутагенным агентом после радиации и известных химических мутагенов.

Существуют данные о зависимости от микроэлементов передачи наследственных свойств у микроорганизмов (Markham a. Smith, 1954; Бершова, 1967).

Выяснение воздействия металлов на хромосомный аппарат представляет большой интерес. Малер (Mahler, 1961) считает, что, возможно, сам генетический материал существует в форме комплексов с металлами.

В биогеохимических провинциях происходит естественный отбор морфологических и физиологических форм, устойчивых и приспособленных к особенностям геохимической среды. Бренес-Помелес с сотрудниками (Brenes-Pomeles и др., 1955) обнаружили путем гибридизации устойчивых и чувствительных к меди клеток *Saccharomyces*, что свойства чувствительности или устойчивости к меди определяются одной парой генов. Вилькомерсон (Vilkomerson, 1943) показал, что виды астрагалов, концентрирующие селен, имеют 24 хромосомы, а виды неконцентрирующие — 22 или даже 16.

Микроэлементы и ботаническое ресурсоведение

Можно было ожидать, что микроэлементы, являющиеся компонентами и активаторами ферментов и играющие огромную роль в различных биосинтезах и превращениях веществ, должны оказывать большое влияние на содержание в растениях различных химических соединений: алкалоидов, эфирных масел, флавоноидов, дубильных веществ, витаминов и т. д. Так оно и оказалось. Л. Я. Леванидов (1961) обнаружил, что танидоносные и алкалоидоносные растения являются концентраторами марганца. Выдвинутая им гипотеза редокс-равновесия между марганцем, являющимся сильнейшим окислителем в высших стадиях окисления, и танидами, являющимися сильнейшими восстановителями, распространяется и на аскорбиновую кислоту и антрагликозиды. Было показано, что внесение марганца под щавель *Rumex tianashanicus* A. Los. ведет к повышению содержания танидов, алкалоидов, антрагликозидов в растениях (Лысенко, 1970). Растения манганофилы отличаются также более высоким содержанием витамина B_2 и каротина.

Имеется много работ относительно параллелизма между содержанием марганца и витаминов C и B_1 в пищевых продуктах (Вильямс, 1954, и др.).

Обнаружены корреляции не только между содержанием марганца и количеством алкалоидов, но и между содержанием последних и количеством лития. Выяснилось, что пасленовым свойственно наличие сильнодействующих алкалоидов и повышенное содержание лития. Впервые Т. Ф. Боровик-Романова (1965) предположила, что литий принимает участие в синтезе алкалоидов. Позже было обнаружено (Хамракулова и др., 1970), что литий оказывает существенное влияние на синтез алкалоидов, их накопление в листьях и передвижение. Он стимулирует синтез алкалоидов в корнях табака и отток его в листья. Выявлены положительные корреляции между концентрацией лития и содержанием тропановых алкалоидов в листьях дурмана.

Н. И. Гринкевич и др. (1970) показали, что ряд флавоноидоносных и алкалоидоносных растений (*Atropa belladonna* L., *A. caucasica* Kreyer, *Papaver somniferum* L., *Fagopyrum sagittatum* Gilib.) являются концентраторами меди. Ими наблюдалась отчетливая корреляция между накоплением меди у *Fagopyrum sagittatum* Gilib. и содержанием флавоноидов и особенно антоцианов, что связано с ролью меди в биосинтезе последних.

В Армении в биогеохимической провинции с высоким содержанием меди была обнаружена особая избирательность к меди у гвоздичных, губоцветных, норичниковых, некоторых представителей бурачниковых, колокольчиковых и сложноцветных, т. е. групп, богатых алкалоидами и эфирными маслами (Казарян, 1970). Имеются сведения (Бойченко, 1970) о повышении под влиянием бора и цинка содержания эфирного масла и ментола в мяте перечной.

Приведенные данные показывают, что изучение элементарного состава растения может быть использовано в поисковых работах по растительному ресурсоведению, и говорят о возможности регулирования с помощью микроэлементов химического состава растений. Микроэлементы, содержащиеся в лекарственных растениях, могут в ряде случаев усилить терапевтический эффект (Ященко, 1969).

Изучение влияния микроэлементов на биосинтез биологически активных веществ только еще началось, и можно ожидать, что будущие исследования внесут много интересного в этот вопрос.

Сейчас стало совершенно очевидным, что одной из важнейших задач растительного ресурсоведения должно быть выявление растений-концентраторов микроэлементов кобальта, меди, иода, марганца, цинка и других, играющих огромную роль в жизнедеятельности человека и животных и являющихся биологически активными веществами. Работы по нахождению концентраторов, например кобальта, уже ведутся. В Японии было обнаружено (Yamagata a. Murakami, 1958), что водоросль *Clethra barbinervis* Sieb. et Zucc. концентрирует в себе до 661 мг Co на 1 кг золы. В работе Н. И. Гринкевич и др. (1971) было показано, что с помощью предпосевной обработки семян в сочетании с внекорневым питанием можно увеличить содержание кобальта в гречихе в 80—100 раз. Весьма ценные данные о высоком содержании меди в некоторых кормовых растениях горных районов Армении приведены в работе Е. С. Казаряна (1970).

Микроэлементы, интродукция и акклиматизация растений, зеленое строительство

Большое значение микроэлементов в повышении устойчивости растений к засухе, высоким, пониженным и низким температурам и засолению (Школьник, 1939, 1955; Петинов и Молотковский, 1956; Сказкин, Рожкова, 1956; Школьник и Боженко, 1959; Гюльахмедов, 1961, и др.) и их влияние на физиологические процессы, определяющие адаптацию растений к неблагоприятным факторам среды (Школьник и Макарова, 1957; Боженко, 1968; Власюк и др., 1968; Васильева и Экстрина, 1970, и др.), служат основанием для предположения, что микроэлементы должны играть важную роль в процессах интродукции и акклиматизации растений.

Действительно, в последние годы появились работы об эффективном применении микроэлементов при высаживании сеянцев ели обыкновенной и других интродуцентов на Северном Кавказе (Смирнова, 1970), по эффективному использованию микроэлементов в агролесомелиоративных работах в условиях засушливого климата юго-востока европейской части СССР (Степанов, 1968), по формированию с помощью бора зимостойкости гибридов яблони в эмбриональный период их развития (Васильева и Сафонова, 1970) и другие, говорящие о возможности применения микроэлементов для целей интродукции и акклиматизации. Р. А. Пудова (1972) показала, что под влиянием цинка, меди и бора наблюдаются изменения в особенностях роста и водного режима, ведущие к повышению устойчивости к засухе и низким температурам ясеня зеленого и лиственницы сибирской, рекомендуемых для озеленения в Карагандинской области.

Микроэлементы могут играть важную роль в интродукции также благодаря их способности ускорять развитие растений. Это было обнаружено в отношении бора и меди (Школьник, 1939; Пейве, 1961). В нашей работе с М. М. Стекловой (Школьник и Стеклова, 1956) было показано, что ускорение развития озимой пшеницы под влиянием фосфора, бора, меди и молибдена связано с ускорением прохождения яровизации под действием указанных микроэлементов. Солсбери (Salisbury, 1959) установил, что применение кобальта ускоряет цветение короткодневных растений в северных широтах.

Представляют также интерес имеющиеся данные о положительном влиянии микроэлементов на рост и продуктивность, размножение и семенные качества древесных и декоративных травянистых растений, а также на декоративные качества последних (Фишер, 1955; Щербаков, 1956; Нолլендорф, 1970, и др.). С другой стороны, возникает необходимость изучения функциональных болезней лесных пород и декоративных травянистых растений, вызванных недостатком микроэлементов. Такие болезни имеют распространение на бедных в отношении микроэлементов почвах. В Западной Австралии, например, распространена розеточность *Pinus radiata* Don, вызванная недостатком цинка (Smith a. Bayliss, 1942). Описана болезнь обесцвечивания астр, вызванная недостатком бора, отмечены симптомы недостатка бора у настурции (Ark a. Thomas, 1940) и целого ряда других декоративных растений.

Приведенные данные показывают перспективность внедрения во все разделы ботаники исследований по микроэлементам.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Х. А. (1971). Влияние борной недостаточности на содержание фосфолипидов и ультраструктуру клетки. Автореф. канд. дисс. — Алексеева-Попова Н. В. (1970). Элементарный химический состав растений полярного Урала, произрастающих на разных горных породах. Бот. ж., 55, 9. — Арбузов Г. С., И. М. Грязнова, Т. М. Морозова и Р. И. Салганик. (1968). Исследование диффузного и плотного хроматина печени крыс при гормональной индукции. Молекулярн. биол., 2, 3 : 308—312. — Бершова О. И. (1967). Микроэлементы и почвенные микроорганизмы. — Бобко Е. В. и В. В. Церлинг. (1938). Влияние бора на репродуктивное развитие растений. Бот. ж., 21, 1. — Боженко В. П. (1968). Действие алюминия и кобальта на содержание нуклеиновых кислот и активность рибонуклеазы в точках роста подсолнечника при водном дефиците. Физиол. раст., 15, 1 : 116—122. — Бойченко Е. А. (1966). Значение металлов в окислительно-восстановительных реакциях растений. Успехи совр. биол., 62, 1 (4) : 23—41. — Бойченко Э. С. (1970). Влияние внекорневой подкормки бором и цинком на урожай и качество мяты перечной. Агрохимия, 12. — Боровик-Романова Т. Ф. (1965). О содержании лития в растениях. В сб.: Проблемы геохимии : 620—626. — Васильев В. Н. (1966). Физико-географическая среда и видообразование. — Васильева В. Н. и Е. Т. Сафонова. (1970). Формирование зимостойкости гибридов яблони при воздействии бором в эмбриональный период их развития. В кн.: Тезисы VI Всесоюзного совещания по микроэлементам, 1 : 300—301. — Васильева И. М. и Р. И. Экстрина. (1970). Изменения в структуре и свойствах белков листьев и узлов кущения озимой пшеницы при внесении цинка. В кн.: Тезисы VI Всесоюзного совещания по микроэлементам, 1 : 299—300. — Вернадский В. И. (1940). Биогеохимические очерки. — Виноградов А. П. (1938). Биогеохимические провинции и эндемии. ДАН СССР, 17, 4—5 : 283. — Виноградов А. П. (1952). Основные закономерности в распределении микроэлементов между растениями и средой. В сб.: Микроэлементы в жизни растений и животных. — Виноградов А. П. (1965). Микроэлементы и задачи науки. Агрохимия, 8 : 20—31. — Власюк П. А., И. Г. Шматько и Е. А. Рубанюк. (1968). Значение микроэлементов цинка и бора в аминокислотном обмене и засухоустойчивости озимой пшеницы. Физиол. раст., 15, 2 : 284. — Гринкевич Н. И., И. Ф. Грибовская, А. Н. Шандова и Л. С. Даневич. (1971). Содержание кобальта в некоторых лекарственных растениях и его влияние на содержание кобальта в гречихе. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 4 : 88—92. — Гринкевич Н. И., В. В. Ковальский и И. Ф. Грибовская. (1970). Влияние меди на биосинтез флавоноидов, алкалоидов и других биологически активных веществ. В сб.: Биологическая роль меди : 333—348. — Гюльахмедов А. Н. (1961). Микроэлементы в почвах зоны хлопководства Азербайджана и эффективность их применения под хлопчатник. — Данилова М. Ф. (1961). О природе фасциаций у растений. Бот. ж., 46, 10. — Игошина К. Н. (1966). Флора и растительность на гипербазитах Полярного Урала (на примере горы Рай-Из). Бот. ж., 51 : 3. — Казарян Е. С. (1970). Содержание меди в кормовых растениях горных районов Армении. В сб.: Биологическая роль меди : 348—353. — Кибаленко А. П. (1966). Роль бора в структуре и функциях растительной клетки. В кн.: Тезисы докладов симпозиума по стимулированию растений : 122, София. — Клявиня Г. Б. (1967). Динамика роста и развития основных компонентов лугового фитоценоза под влиянием бора. Автореф. канд. дисс. — Ковальский В. В. (1960). Биогеохимические провинции СССР и методы их изучения. Тр. Биогеохим. лабор.АН СССР, 11 : 8—33. — Ковальский В. В. (1963). Геохимическая экология и ее эволюционное значение. ИАН СССР, сер. биол., 6. — Ковальский В. В. (1969). Регионы биосферы — основа биогеохимического районирования. Докл. ВАСХНИЛ, 8 : 2—7. — Ковальский В. В. и С. В. Летунова. (1966). Адаптация азотфиксирующих микроорганизмов к содержанию и соотношению молибдена, ванадия и меди в почвах. Агрохимия, 7, 73 : 92. — Конарев В. Г. (1966). Цитохимия и гистохимия растений. — Конарев В. Г. и Т. Н. Елсакова. (1965). Влияние некоторых физиологически активных веществ на нуклеиновые кислоты и клеточные структуры растений. В сб.: Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. : 5—26. — Кондратьева Е. Н. (1963). Фотосинтезирующие бактерии. — Корякина В. Ф. (1965). Влияние микроэлементов на ботанический состав, продуктивность и содержание белка в травостое естественных лугов. В сб.: Микроэлементы в с. х. и медиц., Киев. — Куликов Б. Н., А. А. Езержа, Л. И. Овчинникова, А. И. Мочалкин. (1970). Влияние 2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты на температуру тепловой денатурации ДНК и на хромосомный аппарат клеток растений. Физиол. раст., 17, 8 : 1205—1208. — Ладонин В. Ф., К. М. Свитцер. (1967). Влияние карбина на метаболизм РНК, протеина и нуклеотидов в проростках овса. Физиол. раст., 14, 9 : 1017—1026. — Леванидов Л. Я. (1961). Биохимические факторы миграции марганца в биосфере. В сб.: Марганец как микроэлемент в связи с биохимией и свойствами танидов : 1—112. — Лысенко А. И. (1970). Влияние марганца на образование дубильных веществ и некоторых других восстановителей в щавеле тяньшанском. Автореф. канд. дисс. — Малашкина Н. С. (1960). Об измененной форме мака крупнокоробочного в районе биогеохимической провинции, обогащенной свинцом и цинком. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, II : 224—226. — Мэзиа Д. (1963). Митоз и физиология клеточного деления. — Ноллендорф В. Ф. (1970). Диагностика обеспеченности микроэлементами роз в защищенном грунте на основе листового анализа. В кн.: Тезисы VI Всесоюзного совещания по микроэлементам, I : 230. — Островская Л. К., А. М. Силаева, М. Е. Узенбаева и А. И. Ширяева. (1968). Цитофизиологические исследования листьев и роль железа в растениях. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине : 487—495. — Парибок Т. А. и Н. В. Алексеева-Попова. (1966). Содержание химических элементов в растениях Полярного Урала в связи с проблемой серпентиновой растительности. Бот. ж., 51 : 3. — Пейве Я. В. (1961). Микроэлементы и их значение в сельском хозяйстве. — Петинов Н. С. и Ю. Г. Молотковский. (1956). К вопросу о физиологической сущности жароустойчивости некоторых культурных растений. Физиол. раст., 3, 6 : 516—526. — Петрунина Н. С. (1965). Экология растений в районах с естественным обогащением почв тяжелыми металлами. Автореф. канд. дисс. — Петрунина Н. С. (1968). Геохимическая экология растений. В сб.: Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни. Изд. «Наука» : 202—206. — Петрунина Н. С. (1971). Морфолого-анатомические особенности растений, произрастающих на почвах, обогащенных тяжелыми металлами. В сб.: Теоретические вопросы фитоиндикации : 142—148. — Писарев В. Е. и М. Д. Жилкина. (1954). Применение бора при выращивании слабофертильных гибридов. Земледелие, 1 : 102—103. — Полухина И. Н. и М. К. Масляная. (1962). Влияние меди на развитие завязей и зерновок у культурных злаков. Изв. ТСХА, 1. — Простакова Т. М. (1968). Изучение действия рибонуклеазы на синтез РНК в гигантских хромосомах хирономуса. Цитология, 10, 2. — Пудова Р. А. (1972). Влияние бора, меди и цинка на рост и водный обмен сеянцев некоторых древесных растений. Автореф. канд. дисс. — Работнова П. Л. (1957). Роль физико-химических условий среды в жизнедеятельности микроорганизмов. — Сказкин Ф. Д. и В. Г. Рожкова. (1956). О влиянии бора на хлебные злаки при недостатке воды в почве в критический период их развития. ДАН СССР, 108, 5 : 562—564. — Смирнов Ю. С., Ал. А. Федоров и М. Я. Школьник. (1971). Тератологические изменения у растений, вызванные большими дозами стимуляторов роста и их биохимические механизмы. Бот. ж., 56, 5 : 633—646. — Смирнова З. А. (1970). Использование микроэлементов при выращивании сеянцев ели обыкновенной и других интродуцентов в северном Казахстане. Автореф. канд. дисс. — Степанов В. И. (1968). Микроэлементы (бор и марганец) и ростовые вещества (гиббереллин и нефтяное ростовое вещество) при выращивании посадочного материала некоторых древесных пород в условиях юго-востока европейской части Союза ССР. Автореф. канд. дисс. — Сторожева М. М. (1954). Тератологические явления у анемоны *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях никелевого рудного поля. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 10. — Строгонов Б. П., В. В. Кабанов и Н. М. Ракова. (1970). Особенности белково-нуклеинового обмена при формативных изменениях растений в условиях засоления. Физиол. раст., 17, 2 : 394—401. — Тешабаев С. (1970). Микроэлементный состав растений песчаного чуля и некоторые вопросы их геохимической экологии. Автореф. канд. дисс. — Троицкая Е. А. и Т. Б. Батыгина. (1970). Влияние недостатка бора на формирование вегетативных и генеративных органов пшеницы. В сб.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Тр. БИН, сер. IV, 20 : 22—38. — Успенский Е. Е. (1915). Марганец в растении. Ж. опытн. агроном., 16 : 199, 387, 425. — Фатаре П. Я. (1968). Формирование структуры фитоценозов естественных лугов Западной Латвии в зависимости от содержания в почве меди. Автореф. канд. дисс. — Федоров Ал. А. (1958). Тератология и формообразование у растений. 10-е Комаровское чтение. — Филиппова К. Ф., С. С. Колотова и К. Е. Овчаров. (1966). Микроэлементы как посредники взаимоотношения между микроорганизмами и высшими растениями. В сб.: Физиологические и биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. — Фишер О. А. (1955). Влияние микроэлементов на рост и развитие декоративных цветочных растений. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 4 : 295—309. — Фурсов В. И. (1965). Цитохимия эмбриогенеза пшениц и пшенично-ржаных гибридов. Автореф. докт. дисс. — Хамракулова Н. Х., Т. П. Шалимова и Л. А. Ездакова. (1970). Влияние лития на синтез алкалоидов у некоторых пасленовых. В кн.: Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания. Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине, 1 : 375. — Швыряева А. М. и Н. С. Малашкина. (1960). Морфологические изменения и заболевания растений в борной биогеохимической провинции. Тр. биогеохим. лабор. 11. — Шестаков А. Г., Г. Л. Нелюбова и З. Д. Прянишникова. (1956). Влияние бора на развитие репродуктивных органов у растений. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине : 553—558. — Школьник М. Я. (1939). Влияние микроэлементов на засухоустойчивость, солеустойчивость и химический состав зерна. Сов. бот., 6—7 : 218. — Школьник М. Я. (1955). Влияние некоторых микроэлементов на морозоустойчивость растений. Тр. БИН, сер. IV, Эксперим. бот., 10. — Школьник М. Я. (1960). Функциональные болезни и явления изменчивости растений в связи с избыточностью и недостаточностью макро- и микроэлементов в различных биогеохимических провинциях. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 11 : 34—42. — Школьник М. Я. (1966). Морфологическая изменчивость, нуклеиновые кислоты и белковый синтез. Бот. ж., 51, 12. — Школьник М. Я. и В. П. Боженко. (1959). Влияние алюминия, молибдена и кобальта на засухоустойчивость растений и на некоторые определяющие ее физиологические процессы. В сб.: Применение микроэлем. в с. х. и медицине, 151, Рига. — Школьник М. Я. и А. Н. Маевская. (1960). Морфологическая изменчивость под влиянием борной недостаточности. Бот. ж., 45, 6. — Школьник М. Я. и Н. А. Макарова. (1957). Влияние микроэлементов на физиологические процессы, определяющие засухо- и жароустойчивость растений. В сб.: Биологические основы орошаемого земледелия : 565—583. — Школьник М. Я. и Ю. С. Смирнов. (1970). О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений у растений, вызванных высокими концентрациями бора. Бот. ж., 55, 12 : 1764—1781. — Школьник М. Я., Ю. С. Смирнов и Р. Р. Ахметов. (1972). Влияние борной недостаточности на структурное состояние хроматина. Физиол. и биохим. культ. раст., 1. — Школьник М. Я. и Е. А. Соловьева-Троицкая. (1962). О физиологической роли бора, 3. О причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов. Бот. ж., 47, 10. — Школьник М. Я. и М. М. Стеклова. (1956). Влияние некоторых макро- и микроэлементов на прохождение стадии яровизации у озимых. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине : 227—245. — Щербаков А. П. (1956). Влияние микроэлементов на рост и химический состав сеянцев и саженцев древесных пород. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине : 443—454. — Эйстер К., Т. Браун и Г. Таннер. (1962). Потребность в минеральных веществах у *Chlorella pyrenoidosa* при автотрофном и гетеротрофном питании. В сб.: Микроэлементы : 209—231. — Юкна Я. Я. (1967). Изучение формирования структуры фитоценозов естественных лугов под влиянием молибдена в целях улучшения кормового качества травостоя. Автореф. канд. дисс. — Ященко В. К. (1959). В кн.: Материалы 2-й Всесоюзной конференции фармацевтов. — Ark R. A. a. H. E. Thomas. (1940). Apple-dieback in California. Phytopatologia, 30, 148. — Baumeister W. (1954). Über den Einfluss des Zinks bei *Silene inflata* Smith. Ber. Deutsche Bot. Ges., 67, 617 : 205—213. — Brenes-Pomeles A., G. Lindegren a. C. C. Lindegren. (1955). Gene control of copper-sensitivity in *Saccharomyces*. Nature, 176, 4487. — Cook S. A. (1962). Genetic system, variation and adaptation in *Eschscholzia californica*. Evolution, 16, 3, 278 : 299. — Dykyi-Sajfertova D. (1953). Umele vybavene rostlinee abnormity a jejich pribuznost a vorosami. Preslia, 25, 2 : 157—182. — Faber F. E. (1927). Die Krater-pflanzen Yavas in physiologisch-ockologischer Beziehung. Arb. Treub-Laub. Weltevreden, 1. — Jain H. K. (1957). Effect of high temperature on meiosis in Lolium nucleolar inactivation. Heredity, 11, 1, 23—36. — Jurand A., J. Gibson a. G. H. Beale. (1962). The action of RNA-se on living *Paramecia*. Exp. Cell

Resear., 26, 3. — Kaufmann B. P. a. N. K. Das. (1954). Production of mitotic abnormalities by ribonuclease. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 40, 11. — Mahler H. (1961). Mineral metabolism. — Markham R. a. J. Smith. (1954). The proteins : 1724. — Mazia D. (1954). In «Gletationo» (S. Colowick et al. eds.) : 209. — Moutschen-Dahmen J. a. M. Moutschen-Dahmen. (1963). Influence of Cu^{2+} and Zn^{2+} ions in the effects of ethylmethanesulfonate (EMS) on chromosomes. Experimentia, 19, 3, 144 : 145. — Ponnamperuma F. M., R. Bradfield a. M. Peech. (1955). Physiological disease of rice attributable to iron toxicity. Nature, 175, 4449. — Reed H. S. (1944). The growth of ovules of *Pisum* in relation to zinc. Amer. J. Bot., 31, 4 : 193. — Ris H. (1966). Fine structure of chromosomes. Proc. Roy. Soc., B 164, 995 : 246—257. — Roberts R. a. E. Aldous. (1951). Cold Spring Harbor. Sympos. Quant. Biol., 16. — Rosen C. (1964). Mutations induced by the action of metal ions in *Pisum*. II. Further investigations on the mutagenic action of metal ions and comparison with the activity of ionizing radiation. Hereditas, 51, 84. — Rosenfeld I., O. A. Beath. (1964). Selenium: geobotany, biochemistry, toxicity and nutrition, 411. — Salisbury F. B. (1959). Growth regulators and flowering. II. The cobaltous ion. Plant Physiol., 34 : 598—603. — Scharrer K. (1955). Biochemie der Spurenelemente. — Schütte K. H. (1964). The biology of trace elements. Their role in nutrition. Internat. monographs. — Smith M. E. a. N. S. Bayliss. (1942). The necessity of zinc for *Pinus radiata*. Plant Phys., 17, 2 : 303. — Steffenson D. (1955). Breakage chromosomes in Tradescantia with a calcium deficiency. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 41, 3, 155. — Tauböck K. (1942). Ueber die Lebennotwendigkeit des Aluminiums für Pteridophyten. Bot. Arch., 43, 291. — Vesk M., J. Possingham a. F. V. Mercer. (1966). The effect of mineral nutrient deficiencies on the structure of the leaf cells of tomato, spinach and maize. Austral. J. Bot., 14, 1 : 48. — Vilkomerson H. (1943). Chromosomes of *Astragalus*. Bull. Torrey Bot. Club, 70 : 480. — Vogt J. H. (1942). Geokjemisk of geobotanisk mulmleting. II. *Viscaria alpina* Don Som «Kisplante». Det. Kong. Norsk. Viden. Selsk. Forhandlinger, 15, 6. — Wall J. R. a. C. F. Andrus. (1962). The inheritance and physiology of boron response in the tomato. Amer. J. Bot., 49, 7. — Warington (1926). The changes induced in the anatomical structure of *Vicia faba* in the absence of boron in nutrient solution. Ann. Bot., 40 : 77—42. — Wilkins D. A. (1960). The measurement and genetical analysis of lead-tolerance in *Festuca ovina*. Report Scottish Pl. Breed Sta. : 8598. — Yamada Y. (1969). The effect of cobalt on the growth of pollen. IV. Intracellular localization of labelled cobalt determined with autoradiographs. The Bot. Magazine, Tokyo, 82 : 978. Sonderheft 8. — Yamagata N. a. Y. Murakami. (1958). A cobalt accumulator plant *Clethra barbinevirs* Sieb. et Zucc. Nature, 181, 4626.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 VII 1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (019.941) : (018) : 581.524.44

Л. Г. Раменский. Избранные работы.
(Проблемы и методы изучения растительного покрова) Изд. «Наука», Л. 1971 : 1—333. Ц. 2 р. 49 к.

B. M. MIRKIN. *L. G. RAMENSKY.* SELECTED WORKS. 1971

Имя Л. Г. Раменского, автора оригинальной концепции континуума (непрерывности) в растительном покрове, среди классиков отечественной геоботаники XX столетия занимает особое место. Поэтому нельзя не одобрить инициативы Всесоюзного ботанического общества, переиздавшего наиболее ценные страницы трудов Л. Г. Раменского. Выпуск сборника в свет подготовила редакционная коллегия в составе — В. И. Василевич (ответственный редактор), Е. М. Лавренко, В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, Л. Н. Соболев, И. А. Цаценкин, А. А. Юнатов. В книгу включено 7 работ, изданных в период 1924—1953 гг. Собранные воедино, удачно скомпонованные и корректно отредактированные, статьи и главы из книг Раменского воспринимаются как цельная монография, позволяющая составить достаточно полное представление об идейных и методических установках этого оригинального исследователя.

Написание рецензии на книгу автора, который скончался почти два десятилетия назад, может показаться странным. Однако, поскольку редакционная коллегия ограничилась лишь кратким предисловием, рецензия может быть поводом для обсуждения возможностей использования работ Раменского в наши дни. Вполне понятно, что в небольшом сообщении нет возможности рассмотреть все вопросы и потому мы сосредоточим внимание лишь на краеугольных камнях фундамента теоретической платформы Л. Г. Раменского, опустив рассмотрение ценнейших положений частного характера, показывающих автора как геоботаника-кормовика и разностороннего ландшафтоведа.

Книга открывается наиболее выдающимся произведением Л. Г. Раменского, его своеобразным теоретическим кредо — работой «Основные закономерности растительного покрова и их изучение (на основании геоботанических исследований в Воронежской губернии)» (1924). Далее следуют: «К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несходно действующими факторами» (1929), «Учет и описание растительности на основе проективного метода» (первое издание — 1929, второе — 1937), «Учение о типах природной кормовой площади» (1941), «О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники» (1952), избранные главы из «Введения в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» (1938), «Об экологическом изучении и систематизации группировок растительности» (1953).

О порядке расстановки работ в сборнике редакционной коллегии может быть сделано замечание. Работу «О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники» лучше было бы поместить после «Введения в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель». В таком случае выдерживается хронология и, кроме того, содержание тома более четко распадается на три части: первые три работы характеризуют становление теоретической платформы и арсенала методов ученого, четвертая и пятая в наибольшей степени показывают Раменского как руководителя инвентаризации кормовых угодий СССР в предвоенный период и две последних — теоретическое завещание ученого. Точное следование хронологии облегчило бы и анализ эволюции взглядов Раменского, который, сохраняя общую принципиальную установку сторонника объективных методов анализа непрерывности растительного покрова в отдельных вопросах, тем не менее заметно менял точку зрения, как будет показано нами ниже.

В первой статье, являющейся, с нашей точки зрения, наиболее интересной частью книги, Раменский формулирует принцип непрерывности растительного покрова и индивидуальности экологии каждого вида. Анализируя соответствие растительности условиям среды, он приводит несколько основных правил: количественности, непрерывности, экологической индивидуальности, многомерности. Принцип количественности, гласящий, что соотношение обилий видов важнее, чем состав списка, видимо, является частным. Сам же Раменский после опубликования этого труда блистательно разрабатывает теорию разногодичных изменений луговых сообществ.

Во второй и третьей статьях, являющихся логическим продолжением «Основных закономерностей. . .», Раменский задолго до примирения сторонников ординации и классификации (наступившего в 60-х годах) рассматривает ординацию (рядовую координацию) как прелюдию к классификации. Характерно, что если в 1924 г. Раменский считал выделение ассоциаций и других классификационных единиц совершенно «праздным занятием», которое возможно только при малом исходном материале, и единственно полезным приемом обработки геоботанических данных признавал раздельный учет изменения роли видов вдоль градиента, то уже в работах 30-х годов и, в особенности, в последних своих публикациях, он признавал невозможность развития науки без выделения классификационных единиц и критиковал не сам факт выделения ассоциаций, а формализм, присущий школе доминантов.

Он пишет: «. . .выделение группировок (ассоциаций, сообществ и т. д.) становится при раздельной записи не предпосылкой исследования, но его завершением, результом сознательного синтеза аналитически расчлененного материала: пусть сами растения соотносительным ходом кривых своего покрытия покажут, на какие естественные, четко отграниченные и закономерно повторяющиеся группировки следует разбить пересеченный профилем участок растительного покрова» (стр. 98).

Понимание ассоциации у Раменского вначале связывалось с чисто экологическим содержанием. В одну ассоциацию он предлагал объединять сообщества, отражающие одну и ту же совокупность факторов среды. Однако в последних работах он прямо указывает, что необходим еще один этап деления: разбивка выделенных экологически однородных групп по характеру доминантов.

Выделение ассоциаций по двум-трем обильным видам Раменский считал недопустимым приемом и третировал его на протяжении всей своей деятельности, считая такой подход проявлением крайнего формализма и поверхностности. При этом он неоднократно прибегал к полемическим приемам и с сарказмом и иронией показывал неудовлетворительность результатов таких классификаций. Однако в этом совершенно справедливом возражении Раменского школе А. П. Шенникова имеет место и недоразумение терминологического плана. Раменский считает понятие «фитоценолог» синонимом формалиста. Это в корне неверно. Принцип Шенникова классифицировать растительность по признакам самой растительности в своей основе правильный. Растительный покров насыщен информацией о среде и нужно только найти те его признаки, которые показывают связь с экологическими факторами. Понятно, что доминанты во многих случаях не являются для этих целей лучшими критериями.

Интересно проследить, как менялось отношение Раменского к вначале диаметрально противоположной паре «доминант» — «детерминант». В первых работах Раменский считает доминанты малоинформативными и подчеркивает большую значимость видов с малым обилием. Однако в последней своей работе Раменский признал, что в ряде случаев и доминанты могут быть детерминантами, так как при повышении обилия экологическая амплитуда распределения видов сужается. В связи с этим вызывает удивление новый коэффициент П. Д. Ярошенко (1970), который призван показывать детерминантную значимость вида и имеет одним из составляющих «отрицательное обилие». По Ярошенко, вид тем информативнее, чем его меньше в ценозе. Но ведь низкое обилие — это еще не показатель того, что вид находится у границ экологического ареала; есть виды, которые на протяжении всего ареала оказываются малообильными.

Теоретические вопросы классификации в работах Раменского и в наши дни не утратили своего значения. В резолюции, принятой на совещании по классификации растительности (Ленинград, 1971), нашли отражение и идеи континуума, и принципы доминантно-детерминантной классификации, которая своими корнями уходит в работы Раменского.

Трудно недооценить вклад Раменского в такие вопросы теории, как мозаичность (различие эпизодической, экологической и ценобиотической мозаичности), циклическая динамика фитоценозов, принцип взаимного дополнения компонентов фитоценоза, вопросы неполночленности растительных сообществ, фитоценотипы и т. д. При этом он умел находить новые, нетривиальные термины и сравнения, называя вегетативно-малоподвижные растения «сиднями», различая среди фитоценотипов «львов», «верблюдов» и «шакалов», рассматривая виды сообщества «не как строй солдат, шагающих в ногу» и т. д.

Теоретическое наследие Раменского вполне современно и изучение его работ должно стать обязательным элементом семинаров студентов-геоботаников, не говоря уже о специалистах, которым следует еще раз прочесть и вдуматься в эти поистине бесценные строки. В геоботанических монографиях и учебниках вклад Раменского в теорию геоботаники должен быть отражен несравненно полнее, чем это мы имеем на сегодняшний день.

Целый ряд работ, включенных в сборник, касается вопросов методики геоботанического исследования, в которую Раменский вписал немало интересных страниц. Основную задачу совершенствования методов Раменский видел в их объективизации. Предложенные им методы — проективный учет (в особенности дробный учет на серии малых площадок), экологические шкалы, раздельная запись, установление наиболее вероятных доверительных эмпирических интервалов на основании квартилей, нахождение элективного среднего описания, наиболее полно выражающего средние значения признаков группы описаний — это, без сомнения, этап в развитии советской и мировой геоботаники. Однако следует учитывать, что с момента написания работ Раменского прошли уже десятилетия и за это время методика геоботанических исследований (в особенности статистические методы) претерпела существенные изменения.

Оценивая методы Раменского с позиций сегодняшнего дня, нельзя не обратить внимание на некоторое противоречие между последовательной статистичностью восприятия Раменским природы растительности и несогласие его с краеугольными принципами математической статистики. Он полагал, что растительный покров есть явление массовое, а исход взаимодействия в каждой небольшой группе конкурирующих особей — в значительной мере случайное явление и что только суммируя эпизоды взаимной борьбы растений путем массового статистического учета значительной площади с выводом итоговых средних обилий можно обнаружить экологически закономерный состав растительности, отражающий условия местообитания. Однако для выявления статистической природы растительности Раменский не считал возможным применять аппарат математической статистики, утверждая что арифметические средние и прочие статистические показатели скорее затемняют, чем вскрывают естественные закономерности изучаемых рядов; это суждение связано с утверждением неслучайности варьирования признаков биологических объектов, а поэтому и неправомерностью приложения к их анализу математического аппарата, имеющего в своей основе теорию вероятностей. Сегодня уже нет необходимости говорить о соотношении философских категорий «случайность» и «необходимость», а потому отпадают и всякие возражения в адрес последовательных статистиков.

Раменский несколько переоценивает возможности проективного учета, предлагая глазомерно различать 19 ступеней покрытия. Статистическая проверка проективного учета (даже проведенного с сеточкой и эталоном) не дает возможности достоверно оценить различия таких градаций, как «ниже 0.1%», «0.1%», «0.2%», «0.5%» и т. д.

Не могут быть приняты также и рекомендации Раменского, касающиеся площади выявления обилия, которую он считает для луговых участков превышающей 1 ар. В. И. Василевич (1971) более строго обосновал площадь ценокванта, равную 4 м^2; к аналогичному размеру учетной единицы в своих исследованиях лугов пришел и автор данной статьи.

Проверки требует и метод выведения функционального среднего путем «элективного счисления». Предлагаемый аппарат недостаточно строг и не позволяет оценить ошибки выборочности, которые, особенно при сравнительно небольших и тем более не репрезентативных совокупностях, могут быть большими. Из современных понятий статистической геоботаники близким к методу элективного счисления является расчет центра тяжести скопления, т. е. той точки фитоценоза в многомерном пространстве, сумма расстояний от которой (или среднее расстояние) до каждой другой точки является наименьшим; при этом нежелательно использовать только функциональные средние без показателей варьирования вокруг него прочих членов совокупности. Потому здесь уместны и дисперсии покрытия отдельных видов и показатели конденсированности и гетерогенности скопления (варьирование расстояний).

Для многих, читающих нашу рецензию, критика методов Раменского может показаться камнем, брошенным вслед ушедшему. Однако она необходима, поскольку есть тенденция использовать принципы и методы Л. Г. Раменского без должного элемента творческого развития, а догма оказывается тормозом развития науки даже тогда, когда за ее основу взяты некогда самые «левые» и прогрессивные концепции. Искренне преклоняясь перед теоретическим наследием Л. Г. Раменского и разделяя гордость патриотов за ученого, разработавшего фундаментальные положения теории геоботаники, автор убежден, что наследие Раменского не должно передаваться от поколения к поколению как музейный экспонат и для его сохранения оно должно быть творчески развито. Ничто так не вредит авторитету лидеров научных школ, как попытки догматической трактовки их наследия и «оберегания» от критики.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1971). Площадь выявления локального обилия и понятие о ценокванте. В сб.: Количественные методы изучения растительности. — Ярошенко П. Д. (1970). Некоторые вопросы теории детерминантов в связи с мозаичностью растительного покрова. В сб.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика.

Б. М. Миркин

Башкирский филиал
Академии наук СССР.
г. Уфа.

(Получено 16 XII 1972).

УДК (019.941)727.65 (480)

А. К. Скворцов

ПУБЛИКАЦИИ О ГЕРБАРИЯХ ФИНЛЯНДИИ

A. K. SKVORTSOV. PUBLICATIONS ON THE HERBARIA OF FINLAND

T. Ahti ja **P. Isoviita.** Suomen herbarioot. Helsingin yliopiston kasvimuseo, Helsinki (1968). Pp. 53. — **T. Ahti** and **H. Roivainen.** Accessions to the Botanical museum, University of Helsinki, in 1965—1966, 1966—1967, 1967—1968. Memor. Soc. Fauna Flora Fenn. 42 : 188—191 (1966); 43 : 243—247 (1967), 44 : 248—252 (1968). — **L. Fagerström** and **T. Ahti.** Accessions... in 1968—1969. Ibid. 45 : 158—162 (1969). — **I. Kukkonen** and **T. Ahti.** Accessions.. in 1969—1970. Ibid. 46 : 80—84 (1970). — **I. Kukkonen** and **K. Viljamaa.** Herbarium of Christian Steven. Helsingin yliopiston kasvimuseo, Helsinki (1971), Pp. 113. (**Т. Ахти** и **П. Исовита.** Гербарии Финляндии. Изд. Ботанического музея университета Хельсинки, 1968 (ротапринт, тираж 250 экз.) — **Т. Ахти, Х. Ройвайнен, Л. Фагерстрем, И. Кукконен.** Новые поступления в ботанический музей университета Хельсинки за 1965—1970 гг. — **И. Кукконен** и **К. Вильямаа.** Гербарий Христиана Стевена. Изд. Ботанического музея университета Хельсинки, 1971 (ротапринт, тираж 200 экз.)).

Как и в скандинавских странах, в Финляндии систематическая и географическая ботаника (а тем самым и гербарное дело) традиционно пользуются большим вниманием и стоят на высоте. Поэтому рецензируемые публикации, дающие весьма детальную информацию о современном состоянии гербариев Финляндии и о ведущейся в них работе, представляют несомненный интерес для флористов и систематиков нашей страны.

Первая из рецензируемых публикаций — справочник о гербариях Финляндии, построенный по типу международного «Index Herbariorum», но более подробный. Он содержит информацию о 29 гербариях, принадлежащих государственным и общественным учреждениям. Сведения даются по 17 пунктам: 1. Почтовый адрес. — 2. Административная принадлежность. — 3. Дата основания. — 4. Число образцов по основным группам (сосудистые растения, мхи, лишайники, грибы, водоросли). — 5. Специализация коллекций (географическая и иная). — 6. Наиболее важные коллекции. — 7. Общий характер деятельности гербария (наука, преподавание и т. п.). — 8. Заведующий гербарием. — 9. Кураторы отделов. — 10. Прочий научный персонал (для всех упомянутых лиц указаны и их научные интересы). — 11. Основное направление исследовательских работ. — 12. Связь с ботаническим садом. — 13. Одолжение коллекций для исследования на сторону. — 14. Серийные публикации. — 15. Обмен. — 16. Публикации, посвященные коллекциям и истории гербария. — 17. Разные примечания.

В конце справочника дан алфавитный список 60 лиц, работающих в области флористики и систематики растений, но не являющихся сотрудниками учреждений, приведенных в основном тексте (частично это любители); для них также указаны интересы и адреса. Весь текст справочника написан на финском языке. Однако благодаря строгому порядку изложения по вышеперечисленным пунктам все наиболее существенное можно узнать без особого труда, в крайнем случае с небольшой помощью финского словаря. Нельзя, впрочем, не отметить некоторой нелогичности в порядке следования пунктов. Очевидно, что пункты 7 и 11 говорят почти об одном и том же, и их нужно было бы объединить или поставить рядом; пункты 14 и 15 следовало бы поменять местами.

Во всех упоминаемых в справочнике гербариях, вместе взятых, содержится около 3 млн гербарных образцов. Так как население Финляндии составляет всего около 4.7 млн человек, то в расчете на душу населения Финляндия оказывается одной из самых богатых ботаническими коллекциями стран (уступая, вероятно, только Швейцарии и Швеции). Однако большинство гербариев совсем маленькие, содержащие всего по нескольку тысяч листов. Только 9 гербариев имеют более чем по 40 тыс. листов; среди них 4 имеют более чем по 100 тыс.: университет в Оулу (Улеаборге) — 130 тыс., шведская академия в Або (Турку) — 128 тыс., университет в Турку — 350 тыс.; Ботанический институт университета в Хельсинки — 1670 тыс. (к 1970 году эта последняя цифра увеличилась на 96 тыс.). Гербарий университета в Хельсинки, следовательно, превосходит все остальные гербарии страны, вместе взятые, и стоит не очень далеко позади таких гербариев мирового ранга, как например копенгагенский (около 2 млн листов).

Преобладает в финских гербариях, естественно, материал по Фенноскандии; однако в гербариях Турку и Хельсинки имеются весьма значительные коллекции и из других регионов. Обращает на себя внимание, что значительную долю общего коллекционного фонда составляют мхи, лишайники и грибы. В частности, в гербарии университета Турку сосудистые растения составляют только половину образцов, а в гербарии Хельсинского университета — лишь немногим больше. Кроме того, в коллекции института фитопатологии университета Хельсинки имеется 25 тыс. образцов грибов; в гербариях лесного факультета в Хельсинки, музея в Куопио и университета Оулу хорошо представлены мхи (по 10 тыс. и более экз.) и лишайники.

Научная работа в гербариях ведется довольно широко: для главного гербария в Хельсинки указаны, как работающие над определенными темами, 41 человек, в Турку — 15 (но это, конечно, сотрудники не только самого гербария, но и других подразделений университета и старшие студенты).

Остальные рецензируемые публикации относятся только к крупнейшему финскому гербарию Ботанического института университета Хельсинки. Отчеты о годичных приращениях фондов, помещаемые регулярно в ежегоднике «Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica», свидетельствуют, что и по темпам прироста хельсинский гербарий вплотную подошел к уровню первоклассных мировых учреждений. Ниже приводятся, в несколько округленном и упрощенном виде, основные цифры из этих отчетов за пять лет (в тысячах листов).

Отчетный год	1965—1966	1966—1967	1967—1968	1968—1969	1969—1970	Всего
Сосудистие растения	28.6	29.4	25.0	25.7	41.7	150.4
Мхи	10.2	12.0	16.2	9.4	8.4	56.2
Лишайники	3.3	3.3	2.7	6.4	11.9	27.6
Водоросли	—	—	0.3	—	0.6	0.9
Грибы	0.7	6.1	7.1	3.3	6.4	23.6
Всего	42.8	50.8	51.3	44.8	69.0	258.7

Из поступлений сосудистых растений 76.5 тыс. приходится на гербарий Восточной Фенноскандии и 73.9 тыс. — на общий гербарий.

Кроме суммарных цифр, в отчетах содержатся краткие аннотации по отдельным партиям новых поступлений: сколько листов, кем и где собраны или от какого учреждения получены. Будучи подытожены за много лет, такие аннотации смогут стать основой путеводителя по гербарию. А насколько нужны путеводители, ориентирующие в составе коллекций крупных гербариев, вряд ли нужно подробно доказывать. К сожалению, бывает обычно иначе, пока гербарий не очень велик, о составлении каталога его коллекций не заботятся, а когда гербарий уже очень разрастется — задача становится почти непосильной; поэтому важно спохватиться как можно раньше.

Как известно, один из крупнейших отечественных ботаников прошлого века, Х. Х. Стевен (1781—1863), был уроженцем Финляндии и незадолго до смерти передал свой гербарий университету в Хельсинки. Так как Стевен описал очень большое количество новых видов с Кавказа, из Крыма и из других южных районов нашей страны, значение его гербария и поныне чрезвычайно велико. К тому же еще Стевен, обмениваясь с большинством крупных ботаников своего времени, собрал очень много аутентичных материалов других авторов. Однако конкретное содержание гербария Стевена мы до сих пор могли представлять себе только очень фрагментарно, основываясь главным образом лишь на ссылках в печатных трудах самого Стевена. Благодаря появлению рецензируемой работы Кукконена и Вильямаа возможность ориентироваться в стевеновском наследии значительно улучшается.

После очень небольшого введения авторы дают краткую биографию Стевена, в основном повторяющую те же сведения, которые можно найти и у прежних биографов (А. Нордмана, Е. В. Вульфа, С. С. Станкова, С. Ю. Липшица и др.). Интересны здесь только детали, извлеченные авторами из некоторых архивных документов и из анализа содержания самого гербария. Так, авторы установили, что первые гербарные сборы были сделаны Стевеном в 1792—1793 гг., когда ему было всего около 12 лет! За время учения в Петербурге (1796) и в Иене (1797—1798) было сделано уже весьма значительное число сборов (в 1798 г. Стевен получил в Петербурге степень доктора медицины за работу «Spicilegium cryptogamicum florae Petropolitanae», по-видимому, оставшуюся неопубликованной). Интересны сохранившиеся записи об обмене растениями в 1816—1819 гг. (тогда Стевен уже жил в Симферополе). За эти годы он выслал в обмен 30 лицам в общей сложности 6900 образцов (в том числе более тысячи — А. П. Декандолю). Весьма интересен, далее, составленный на основе показаний гербарных этикеток хронологический перечень районов, где собирал сам Стевен. Из этого перечня мы узнаем, в частности, что Стевен собирал растения не только в Крыму, на Кавказе и Украине, но также в Астрахани (1800, 1816 гг.), в губерниях Пензенской (1806 г.) и Саратовской (1806, 1811 гг.), на нижнем Дону (1814 г.); в последние 20 лет жизни он собирал почти исключительно в Крыму. Имеется также и алфавитный список географических названий, встречающихся на этикетках собранных Стевеном растений.

Число видов в гербарии Стевена, согласно записям самого Стевена, составляет около 22 тысяч. Число листов точно неизвестно. Коллекция Стевена в свое время составила основу «Общего гербария» в Хельсинки, но затем, с течением времени, постепенно растворилась в дальнейших поступлениях. Свой обзор гербария Стевена авторы основывают на выборочном просмотре части «Общего гербария», главным образом в промежутке от сем. *Ranunculaceae* до сем. *Primulaceae*. Такой частичный просмотр, разумеется, не дал возможности назвать точную цифру принадлежавших Стевену образцов (предположительно авторы считают, что их не менее 75 тыс.), но для общей характеристики содержания стевеновского гербария оказался вполне достаточным. На стр. 25—106 своей работы Кукконен и Вильямаа дают перечень коллекторов (и некоторых учреждений — ботанических садов и музеев), чьи материалы встречаются в гербарии Стевена. В общей сложности таких источников около 350. Для каждого коллектора авторы указывают даты жизни, основные районы сборов, а также примерное число собранных им растений, обнаруженных в гербарии Стевена. В списке мы встречаем имена не только почти всех ботаников — современников Стевена, но и очень многих более старых, от которых материал дошел, очевидно, через каких-то третьих лиц. Из отечественных ученых особенно обильные материалы передали Стевену Адамс, Бессер, Бунге, Геннинг, Маршалл-Биберштейн, Мейер, Нордман, Турчанинов, Сович, из иностранных — А. П. Декандоль, Гельдрейх, Гогенаккер, В. Хукер, Зибер, Зальцман. Довольно много образцов поступило также от Шамиссо, Эверсманна, Геблера, Гельма, Палласа, Микеля, Шотта, Рохеля, Тунберга. Есть в гербарии Стевена и образцы — правда, немногочисленные — Линнея и его учеников Кальма, Лёфлинга, Осбека, Соландера, Спармана; далее, таких классиков, как Китайбель, Дж. Э. Смит, Пресль, Серэнж, Турнефор, Вильденов, а также российских ученых XVIII в. — С. Г. Гмелина, Мерка, Редовского, Стеллера, Сиверса, Патрэна, Лепехина, Лаксмана, Георги, Рудольфа и др. Отдельные виды растений упоминаются только в немногих случаях — главным образом под фамилиями наиболее интересных лиц — Линнея, Вильденова, Гмелина и др. Это и вполне понятно: трудно ожидать, чтобы для гербария в 22 тысячи видов кто-либо взялся бы составить полный аннотированный каталог всех образцов.

В рецензируемой работе имеется также список опубликованных работ Стевена (кстати сказать, более полный, чем в посвященной Стевену книжке С. С. Станкова, 1940; как ни странно, С. С. Станков пропустил целый ряд статей, опубликованных Стевеном в «Бюллетене Московского общества испытателей природы»); приведен и список работ, использованных авторами при подготовке своего труда. И, наконец, даны факсимиле написанных рукой Стевена трех страниц гербарного каталога и нескольких этикеток.

При всех положительных качествах труда Кукконена и Вильямаа нельзя не отметить и одного бросающегося в глаза недостатка. Из общего числа представленных в гербарии Стевена коллекторов более четверти работало в России; в России же работал и сам Стевен. И, однако, для уточнения данных о коллекторах и коллекциях русские источники использованы почти не были. Все, что для нас служит в качестве самых основных, важнейших справочников об отечественных коллекторах и коллекциях — труды В. И. Липского, И. П. Бродина, Д. И. Литвинова, «Словарь» С. Ю. Липшица — все это авторам рецензируемого труда осталось, по-видимому, совершенно неизвестным. Правда, для советского читателя этот недостаток не так уж существен, ибо мы для справок об отечественных ботаниках всегда, конечно, предпочтем обращаться к отечественным же источникам. Создается также впечатление, что Кукконен и Вильямаа еще не смогли вполне освоиться с почерком Стевена и с географией его сборов; ряд географических названий воспроизводится ими в непонятной, неправдоподобной форме. Таковы, например, названия «Soblam», «Spot», «Tatartup», «Wandam», «Hotscha», «Kiero», «Kajsochaur», «Uzohet», «Elisabethyren». Последние 5, по-видимому, следует расшифровать как Katscha (Кача река в Крыму), «Kiew», «Kajschaur» (Кайшаурская долина на Военно-грузинской дороге), «Mzchet», «Elisabethgrad» (Елизаветград, ныне Кировоград).

Как сообщил мне в письме д-р И. Кукконен, материалы из гербария Стевена могут быть в обычном порядке высланы на время для исследования. Со своей стороны, финские ботаники хотели бы произвести новые сборы растений в тех же районах, где когда-то собирал Стевен.

Несомненно, что публикации, подобные рецензируемым, в значительной мере облегчают международное сотрудничество ботаников и увеличивают эффективность работы гербариев. Поэтому в заключение нашего обзора нельзя не выразить пожелания и надежды на появление в скором времени аналогичных справочных изданий и по гербариям других стран, в том числе и нашей собственной.

Главный ботанический сад,
Москва.

(Получено 7 III 1972).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК 58 : 910.4 (665.2)

Н. А. Базилевская

ПЯТЬ ЛЕТ В ГВИНЕЙСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ. I. НИЖНЯЯ И СРЕДНЯЯ ГВИНЕЯ

С 1 картой

N. A. BAZILEVSKAYA. FIVE YEARS IN GUINEA. I. LOWER AND MIDDLE GUINEA

В статье описываются флора и растительный покров Гвинейской Республики в их современном состоянии, данные автора сопоставляются со сведениями исследователей, наблюдавших страну в недавнем прошлом. Происходят существенные изменения природных условий республики. Развитие земледелия приводит к значительному нарушению природного растительного покрова. В Нижней Гвинее все большее распространение получают саванны, исчезают последние остатки реликтового леса. В Средней Гвинее, в горах Фута-Джаллона значительно изменяется видовой состав древесных пород.

Осенью 1965 г. я была командирована Министерством высшего и среднего специального образования СССР в Гвинейскую Республику для чтения лекций в Политехническом институте, в столице Гвинеи Конакри.

Гвинея — тропическая страна в Западной экваториальной Африке, получившая в 1958 г. политическую независимость, расположена между 8 и 13° с. ш. и 9—15° з. д. (см. карту). Общая площадь Гвинейской республики 245.8 тыс. кв. км. Соседи ее с севера — Сенегал и Мали, с востока Мали и Берег Слоновой Кости и с юга — Либерия и Сьерра-Леоне. Только на западе Гвинея имеет выход к Атлантическому океану на протяжении около 300 км.

Население Гвинеи составляют 10—12 наций, из которых основные — малинке, фуля, сусу, киси и тома. Численность населения достигает 4 млн, но эта цифра очень приблизительная, так как настоящей переписи за последние годы не было.

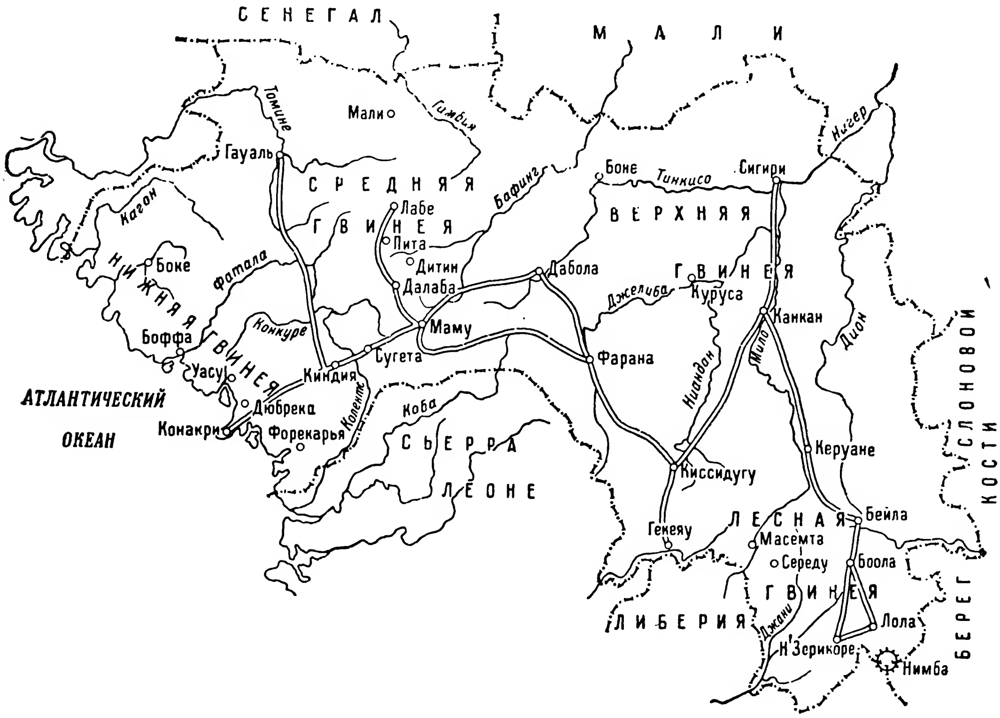
Основное занятие населения — земледелие, животноводство развито слабо: в небольшом количестве скот разводится в горных и лесных районах, но рогатый скот настолько мелок, что коровы скорее похожи на телок. Молока они дают от 1.5 до 3 литров. Почти по всей стране разводят баранов и коз, а также кур, гусей и кое-где уток главным образом для собственного потребления. Две животноводческие опытные фермы построены при помощи Советского Союза, одна в горах Фута-Джаллон, другая — в Лесной Гвинее, и там до сих пор работают советские специалисты.

Бóльшая часть населения неграмотна. Своей письменности в Гвинее нет; государственный язык — французский, изучался только в школах больших городов. В деревнях существовали и еще существуют до сих пор школы, где основным предметом считается коран. Государственная религия — магометанство, но много протестантов и католиков. Кое-где сохранились протестантские миссии, но с 1968 г. священники-гвинейцы заменили французов.

Политехнический институт в Конакри был построен при помощи Советского Союза. В 1965 г. это было единственное высшее учебное заведение Гвинеи. Кроме института в Конакри, имелись еще два лицея — технический и классический, по программам равноценные нашим техникумам. В Киндии, в 118 км от Конакри, существовала школа садоводства при основанном французами научно-исследовательском плодовом институте. В Канкане — древней столице Гвинеи, в 800 км от Конакри, был создан позднее Педагогический институт, который в настоящее время реорганизован во второй Политехнический институт. В других городах имелись только профессиональные и средние школы с разным количеством классов, от 6 до 9, в зависимости от наличия преподавателей и учащихся.

С момента организации в 1963 г. Политехнический институт имел пять факультетов — строительный, горно-геологический, естественный, агрономический (с 1964 г.) и гуманитарный, на которых училось около 160 студентов. В настоящее время институт значительно разросся — прибавилось еще шесть факультетов: медицинский, фармацевтический, химический, электротехнический, механический и административных кадров, гуманитарный факультет превратился в факультет социальных наук, число студентов в 1971 г. превысило 2000 человек.

С первого года своего пребывания в Гвинее я начала заниматься не только педагогической, но и научно-исследовательской работой. Гвинея еще плохо изучена в отношении ее природных ресурсов, в особенности растительных, хотя среди французов, работавших здесь, были крупные ботаники: А. Обревилль (A. Aubréville), Р. Шнелль (R. Schnell), Ж. Адам (J. Adam), Р. Портер (R. Portères) и др. Покидая страну, они не оставили почти никаких научных материалов. Их труды, напечатанные во Франции, попали в Гвинею в очень ограниченном количестве и мало доступны, так же как фундаментальный труд Хатчинсона и Дальзиля (J. Hutchinson a. J. M. Dalziel, 1954—1958), посвященный Западной тропической Африке. Как показали наши исследования, все эти произведения, касающиеся также и сопредельных стран, дают очень неполные сведения о флоре Гвинеи. Для изучения растительности страны необходимы тщательные исследования, составление списков видового состава и в дальнейшем «Флоры Гвинеи».



Схематическая карта Гвинейской республики.

Для этой цели нами были предприняты экспедиции по Гвинее со студентами Политехнического института, основной задачей которых было изучение растительности и выявление полезных растений, применяемых местным населением в ремеслах и в быту. За пять лет (1966—1970) были организованы три экспедиции, с маршрутами по 2.5—3 тыс. км каждая, которые охватили основные природные области страны, и целый ряд экскурсий от 100 до 700 км. С той же целью мы направляли студентов в путешествия по стране для сбора материалов по растительным ресурсам, которые потом были ими использованы для дипломных работ. Студенты-почвоведы в тех же экспедициях изучали почвы Гвинеи, что дало возможность наметить почвенное районирование страны.

Основные трудности в путешествиях по Гвинее представляет слаборазвитый транспорт. Единственная узкоколейная железная дорога от Конакри до Канкана обслуживает пассажиров и грузы проходят 800 км не менее, чем за двое суток. Небольшая ветка ведет также от Конакри до Фриа, где добываются бокситы. Все передвижение по стране базируется исключительно на автобусах, маршрутных и случайных, и на попутных грузовиках. Для наших путешествий нам был предоставлен пятитонный грузовик с простыми скамейками и брезентом на случай дождя.

Когда-то в стране насчитывалось до 1200 лошадей. Сейчас их нет: по словам местных жителей, их уничтожила сонная болезнь. Муха цеце встречается часто в горных районах и бывают случаи поражения людей, однако прививки, сделанные даже на третий день после укуса, ликвидируют заболевание. Никакого рабочего скота — ни зебу, ни верблюдов, как в других частях экваториальной Африки, в Гвинее нет. Тракторов очень мало и не хватает горючего, обработка полей производится почти исключительно вручную.

По физико-географическим условиям Гвинея делится на четыре области.

1. Нижняя Гвинея располагается на побережье Атлантического океана (Гвинейского залива) полосой около 50 км шириной, местами сужающейся до 20 км. Рельеф здесь преимущественно равнинный, с небольшими всхолмлениями, с низинами, которые в период дождей превращаются в непроходимые болота. Равнину пересекают крупные реки, впадающие в океан: Колентс, Конкуре, Фатала и Кагон. Впрочем Колентс лишь частично в верхнем течении проходит по территории Гвинеи, ниже она служит границей между Гвинеей и Сьерра-Леоне.

2. На севере Нижняя Гвинея ограничена горной системой Фута-Джаллон, представляющей собою вторую область страны — Среднюю Гвинею. Фута-Джаллон имеет очень своеобразный рельеф, типа столовых гор, с обширными высокогорными плато на вершинах, с обрывистыми, часто почти вертикальными склонами, которые ступенями спускаются к Нижней Гвинее.

Бо́льшая часть массива Фута-Джаллон не превышает 1000 м и только отдельные вершины достигают большей высоты, например Лура 1540 м, Тинка 1425 м. С Фута-Джаллона берут начало реки, впадающие в Атлантический океан: кроме указанных выше, здесь находятся верховья р. Сенегал, которая в Гвинее называется Бафинг, а в юго-восточных отрогах, в пределах Лесной Гвинеи, берет начало р. Нигер, одна из самых крупных рек Африки. Долины, по которым протекают эти реки, нередко образуют обширные поймы.

3. Верхняя Гвинея — третья область, находится между Фута-Джаллоном и Мали и представляет собою более или менее ровную территорию с редкими холмами и отдельными скалистыми останцами, склоны которых почти лишены растительности и отвесной стеной спускаются к равнине. По территории Верхней Гвинеи проходят русла Нигера и его многочисленных притоков, из которых самые крупные Мило и Тинкисо.

4. Лесная Гвинея — четвертая область, представлена возвышенной равниной, пересекаемой целым рядом горных цепей с глубокими узкими долинами. Средняя высота этих гор — 1000—1100 м. На юго-востоке Лесной Гвинеи на границе с Либерией и Берегом Слоновой Кости находится Нимба, самая высокая гора Гвинеи, около 1750 м. В Лесной Гвинее берут начало реки, направляющиеся преимущественно на юг и впадающие в Атлантический океан на территории Либерии — Джанни и Лофа, или на территории Сьерра-Леоне — Макона. В северной части Лесной Гвинеи находятся истоки р. Джолиба, которая ниже по течению именуется Нигером, а также крупнейших рек, притоков Нигера — Мило, Санкарани и Ниандп. Все эти реки направляются на север, однако сам Нигер, делая большую петлю уже в пределах Мали, снова течет на юг и впадает в океан в Нигерии.

Климат Гвинеи жаркий, тропический, с хорошо выраженными двумя сезонами — дождливым и сухим; весны и осени в Гвинее не знают. Характерно, что дождливый сезон гвинейцы называют «hivernage», что значит «перезимовка». Действительно, этот сезон более прохладный из-за постоянно идущих дождей, в Гвинее он приходится на май—октябрь, т. е. на лето северного полушария.

Нижняя Гвинея

Нижняя Гвинея характеризуется самым влажным и менее жарким климатом по сравнению с другими областями. Количество осадков достигает 4—5 тыс. мм, а абсолютный максимум зарегистрирован для района Конакри в 6 тыс. мм. Все это количество осадков выпадает за 6 месяцев: дожди начинаются в конце апреля или начале мая, сначала сильными ливнями и грозами, преимущественно по ночам, затем постепенно захватывают день, и в июле—августе идут по нескольку дней, не переставая, причем их ливневый характер не изменяется. Относительная влажность воздуха еще до начала дождей, в конце апреля, достигает 90—98%, и этот период особенно тяжел для европейцев, — жара относительно небольшая — 34, изредка 36° (в тени), но при такой высокой влажности трудно дышать. Недаром местные жители называют «смерть европейцам» прекрасное «пламенное дерево» *Delonyx regia* (*Poinciana regia*) из сем. *Caesalpiniaceae*, цветущее как раз в это время!

Растительность Нижней Гвинеи представлена преимущественно саваннами травянистыми или кустарниковыми, местами — древесными. Встречаются также небольшие рощи из невысоких деревьев. В сухой период саванна имеет довольно унылый вид: травянистая растительность выгорает от солнца или выжигается населением, обгорают также деревья и кустарники. Гвинейцы специально выжигают траву для того, чтобы на открытых местах появилась свежая зелень, пригодная для выпаса коз и овец. Кроме того, «огни саванны» имеют и другое назначение — они отгоняют змей, которых в Гвинее очень много, в том числе ядовитых.

На более ровных и некаменистых участках после выжигания травы выкорчевывают пни сгоревших деревьев, землю перепахивают или просто перекапывают лопатами, и перед началом дождей на таких участках сеют или сажают культурные растения: просо, сорго, арахис, маниок и др.

Саванны Нижней Гвинеи представляют собою деградированный растительный покров, занимающий большие территории в результате многолетнего выжигания. Ксерофильные формации — саванны с зарослями колючих кустарников с отдельными разбросанными деревьями или с большими травянистыми участками-залежами, простираются до подножья Фута-Джаллона. Характерный аспект травяным участкам придает так называемая «слоновая трава» — несколько видов гигантских злаков из рода *Andropogon*, преимущественно *A. tectorum* и *Pennisetum purpureum*. В Нижней Гвинее слоновая трава достигает 4—4.5 м высоты, соломой этой травы гвинейцы кроют крыши хижин, делают из нее изгороди и загоны для скота.

Из деревьев преобладают *Parkia biglobosa* разные виды акаций: *Acacia hockii*, *A. dudgeonii*, *A. nilotica* и др., зачастую с плоской зонтичной кроной.

На участках, давно вышедших из-под культуры, развивается преимущественно древесно-кустарниковая растительность. Первой на таких залежах восстанавливается обычно *Lophira lanceolata*, которая очень быстро отрастает. После пожара, если участок не подвергался раскорчевке, на нем прежде всего появляется яркая зелень — поросль лофиры с блестящими красными молодыми листьями на концах ветвей.

Там, где участки саванны вообще не использовались под культуру, или на очень старых залежах, растительность состоит из древесно-кустарниковых зарослей, в которых деревья *Ricinodendron heudelotii*, *Bombax buonoposense*, *Allophyllus africanus*, *Erythrophleum guineense*, *Parinari excelsa*, *Cola acuminata* окружены кустарниками *Alchornea cordifolia*, *Landolphia ovariensis*, *Tetracera potatoria*, *Gardenia terniflora*, *Strophanthus sarmentosus*, *Smeathmannia laevigata*. Среди зарослей дикорастущих деревьев и кустарников часто встречаются отдельные деревья или группы манго и масличной пальмы, свидетельство того, что раньше здесь жили люди и заросли имеют вторичное происхождение. Из травянистых растений здесь можно встретить разные виды злаков и сложноцветных, а также *Phaulopsis imbricata*, *Hyptis suaveolens*, *Briaspis lupulina*.

Вдоль дорог нередки деревья *Parinari excelsa*, *Erythrophleum guineense*, *Combretum micranthum* и очень интересный кустарник *Fegimanra afzelii* (*Anacardiaceae*) с длинными, достигающими иногда 1.5 м длины широко разветвленными соцветиями-метелками.

Среди саванн Нижней Гвинеи, вблизи поселков и в малодоступных местах предгорий встречаются участки лесной растительности, свидетельствующие о том, что когда-то вся Нижняя Гвинея была покрыта девственным лесом и только деятельность человека превратила ее в бесплодную саванну. Как указывает Шнелль (Schnell, 1950), одним из показателей существования в прошлом леса можно считать довольно крупные экземпляры *Parinari excelsa*, обычно редкие в саваннах. По-видимому, эта порода населяла раньше береговые долины, где целые пояса ее были продолжением лесов гвинейско-экваториального типа внутри страны. В настоящее время деревья трех видов — *Parinari excelsa*, *P. curatellifolia* и *P. macrophylla* — встречаются в Нижней Гвинее преимущественно в галерейных лесах, по берегам рек; последний вид, по-видимому, иногда культивируется из-за вкусных плодов.

Участки реликтового леса сохранились, как указывал Шнелль (1950) еще во многих местах Нижней Гвинеи. Однако за последние годы они катастрофически уничтожаются, и во время наших экскурсий нам уже не удалось найти многие из описанных им участков. Так, например, не осталось никаких следов от «священного леса Ратома» близ Конакри, вместе с религиозным почитанием его исчез и сам лес.

Пожалуй, лучше всего сохранился реликтовый участок леса на горе Какулима — аванпосте горного массива Фута-Джаллон, в 50 км от Конакри. На вершине этой горы был некогда построен охотничий домик французского резидента в Гвинее и все подходы к нему были объявлены заповедником: в лесу, покрывающем склоны, была запрещена охота, порубки и устройство жилья. До сих пор на заброшенной и заросшей высокой травой дороге, ведущей к домику, можно видеть кое-где столбы со всяческими запретами. Это обстоятельство оказалось очень благоприятным для природы: на склонах Какулимы сохранился настоящий реликтовый лес, исчезнувший в долине.

Высота Какулимы 1015 м. Это не самая высокая гора Фута-Джаллона, но благодаря ее положению на краю горного массива она служит барьером, задерживающим влагу, идущую с океана: количество выпадающих здесь осадков не меньше, чем на побережье — 4500—4800 мм.

Довольно глубокая долина у подножья Какулимы отделяет ее с западной стороны от второй горной вершины, которую официально называют Диксим, но более распространено название, метко данное французами «собака, которая курит»; силуэт горы действительно напоминает лежащую собаку, которая положила голову на вытянутые лапы, а на ее вершине всегда лежат легкие облака. Склоны «собаки» обрывисты и почти лишены растительности, в то время как склоны Какулимы покрыты лесом и пологи.

В долине, разделяющей две горы, протекает р. Бадабон, которая даже в сухой период не пересыхает, хотя преграждающие ее русло камни сильно обнажаются. В этой долине нами встречены элементы древесной саванны и многочисленные виды деревьев, свойственные девственному лесу, с прямым стволом, контрфорсами и высокой зонтичной кроной: *Pycnanthus angolensis*, *Piptadenia africana*, *Parinari excelsa*, *Cola maclaudii*, *Carapa procera*, *Parkia bicolor*, *Santiaria trimera*.

Вдоль дороги, ведущей к подъему на Какулиму, встречены: *Myrianthus libericus*, *Chrysophyllum africanum*, *Dialium guineense*, *Gilbertodendron limba*, *Musanga smithii*, *Daniellia oliveri*, *Acioa hirsuta*. В подлеске много кустарников и полукустарников — *Asystasia gangetica*, *Marantochloa cuspidata*, *Newbouldia laevis*. Деревья перевиты лианами: *Cissus producta*, *Cassytha filiformis*, *Ficus* spp.

В травяном покрове отмечены: вьющаяся лилия *Gloriosa superba*, вьющееся *Bonamia thunbergiana*, злаки, например *Olyra latifolia*, ароидное *Cercestis afzelii* и осоки *Scleria barteri* и др.

Несмотря на то что неприкосновенность растительности на склонах Какулимы сейчас нарушена, кое-где наблюдаются порубки, раскорчевки, появились хижины, посевы суходольного риса — характерная поясность еще заметна. На высоте 500—

600 м наблюдается тенденция к восстановлению первичного лесного покрова. Деревья достигают высоты 15—30 м, доминируют *Carapa procera*, *Pycnanthus angolensis*, *Trema guineensis*, *Musanga smithii*. Встречаются *Pentadesma butyracea*, *Combretum paniculatum*, *Anthocleista dschalonensis*. Растущие в нижнем поясе в виде крупных кустарников *Harungana paniculata* и *Alchornea cordifolia* достигают здесь размеров небольших деревьев 5—6 м высоты. Стволы деревьев покрыты вьющимися и лазящими кустарниками *Micania scandens*, *Clematis hirsuta*, *Clerodendron volubile*, травянистыми лианами, например *Cassytha filiformis*, *Dioscorea filiformis* и др. По склонам вдоль дорог появляется злаковый покров, повсюду растут папоротники и селягинеллы.

На высоте 700 м состав лесных пород изменяется, встречаются виды явно вторичного происхождения, отдельные деревья масличной пальмы и манго. По-видимому, здесь были произведены посадки.

Наконец, на высоте 800—1000 м лес становится более редким, много деревьев — *Cola maclaudii*, *Manilcara lacera*, *Chrysophyllum africanum*, *Memecylon polyanthemos*, *Bridelia micrantha*, *Salacia alpestris*, *Ouratea flava*, вьющиеся кустарники — *Landolphia ovariensis*, *Smilax craussiana*.

Естественный заповедник реликтового леса на горе Какулима, к сожалению, постепенно разрушается. Во время одной из наших экскурсий в 1968 г. мы застали большие пространства бурелома после прошедшего урагана. Крупные деревья свыше 1 м в диаметре, поваленные ветром, наверно останутся лежать надолго, так как вывезти их отсюда едва ли возможно. В другой раз, в 1970 г., мы наблюдали пожар — лес горел по всему западному склону. Реликтовые леса, по-видимому, скоро совсем исчезнут из Нижней Гвинеи. Уже сейчас площадь их значительно сократилась по сравнению с 1950 г., когда они были описаны Шнеллем. Небольшие участки их можно еще найти на старых, заброшенных кладбищах вблизи поселков. Некоторые лесные деревья, остатки древнего леса, встречаются также в рощицах колы *Cola acuminata*, которые тщательно оберегаются населением от огня; «орехи» (семена) колы представляют большую ценность благодаря тонизирующим свойствам.

На старом кладбище в районе Мадина (по дороге на Форекарья) образовались совершенно непроходимые заросли, в которых мы обнаружили реликтовые породы, свойственные первичному лесу: основной фон составляли крупные деревья *Parinari* sp. и *Daniellia oliveri*. Между этими видами встречаются единичные экземпляры вьющихся пальм *Calamus deeratus* и *Ancistrophyllum secundiflorum*, типичных представителей влажных лесов Лесной Гвинеи. На опушке найдены породы скорее вторичного происхождения: *Pseudospondias microcarpum*, *Bridelia ferruginea*, *Dialium guineense*, *Sorindea juglandifolia*, *Bertiera spicata*, *Pouchetia africana* и невысокие кустарники: *Kotschia ochreata*, *Gaertnera paniculata*.

На светлых полянах, окаймляющих этот участок леса, развивается травяной покров, свойственный старой залежи, из многолетних и однолетних видов: *Virectaria multiflora*, *Polygala petitiana*, *Cassia absus*, *Tristemma hirtum*, *Eriosema glomeratum*, *Melanthera scandens*, *Briaspis lupulinus*, *Hyptis suaveolens*, *Illysanthes parviflorus*, *Crotalaria* sp. Местами сплошной травяной покров образует невысокий злак *Eragrostis tenella*.

Прибрежная растительность Нижней Гвинеи значительно отличается от описанных выше саванн. Большое распространение здесь имеют мангровые заросли, преобладающие в лагунах и по берегам рек, вблизи океана, на илистых почвах. Огромное количество ила приносится реками из глубины материка, образуя в их устьях болотистые участки. Мангровые растения находятся под влиянием пресной воды рек, почти лишенной соли (0.001 г на литр), и соленой воды океана, вытесняющей во время прилива пресную воду. В морской воде содержится около 35 г соли на литр. Почва мангровых зарослей очень своеобразна: поверхностный горизонт более соленый благодаря испарению и концентрации солей, в то время как из нижних слоев соль вымывается. Аэрация почв ограничена. Эти условия неблагоприятны для растений, так как возможность поглощения воды ограничена, наблюдается физиологическая сухость. В связи с этим флора мангровых зарослей бедна по видовому составу. Внешняя зона побережья занята исключительно мангровыми кустарниками: преобладают два вида ризофоры, *Rhizophora racemosa* и *Rh. harrissonii*, один вид из сем. *Verbenaceae* — *Avicennia africana*, и, реже, два вида из сем. *Combretaceae* — *Laguncularia racemosa* и *Conocarpus erectus*.

В средней зоне встречаются сопутствующие виды: *Drepanocarpus lunatus*, *Dalbergia ecastophyllum*, *Hibiscus tiliaceus*. Внутренняя зона занята травянистым ковром из *Philoxerus vermicularis*, *Cyperus articulatus*, *Sesuvium portulacastrum*. Все эти виды солеустойчивы и легко переносят заливание морской водой.

Растительность сухой зоны побережья, не подвергающейся затоплению во время прилива, не очень разнообразна: несколько видов древесных — *Baphia nitida*, *Sophora occidentalis*, *Chrysobalanus orbicularis*, из травянистых видов несколько осок, *Cyperus* spp., злак *Paspalum vaginatum* и лианы *Canavallia rosea*, *Ipomea pescaprae*. Из культурных деревьев в этой зоне часто встречаются масличная и кокосовая пальмы и *Casuarina equisetifolia*.

Прибрежная растительность пресноводных болот и озер тоже небогата. Эдафические условия здесь очень характерны — почвы пропитаны водой, плохо проветриваются, бедны питательными веществами. Встречается много лагун, где растут водные растения: *Nymphaea lotus*, *Pistia stratioides*, *Wolffia arrhisa*, *Cyperus* spp.

Наконец, своеобразная растительность занимает берега крупных рек, образуя галерейные леса. Интересный пример такого леса мы видели по берегам р. Форекарья, в ее нижнем течении, недалеко от границы с Сьерра-Леоне. Эта большая река берет начало в Фута-Джаллоне. От поселка того же имени и до устья река настолько полноводна и глубока, что по ней ходят небольшие катера, перевозящие грузы и пассажиров. Берега реки на большом протяжении заняты мангровыми густыми зарослями, в которых преобладает *Rhizophora racemosa*, достигающая здесь размеров большого дерева 15—20 м высотой, с огромными воздушными корнями, которые в часы отлива оголяются и представляют собою непроходимые заросли. Стволы ризофоры перевиты лианами. Встречаются и другие виды мангровых, в особенности *Avicennia africana* и *Laguncularia racemosa*. В этих недоступных для человека местах прячутся крокодилы, вылезая на сухие холмы между корнями деревьев.

Мангровые заросли Форекарыи находятся в зоне влияния морских приливов и поэтому растительность их бедна видами, очень однообразна. Галерейные леса, растущие по берегам рек внутри континента, наоборот, богаты по видовому составу. Из древесных пород здесь встречаются *Uapaca togoensis*, *Macaranga heterophylla*, *Pentadesma butyracea*, *Allophyllus africanus*, *Memecylon blakeoides*, *Khaya grandiflora*, *Musanga smithii*, *Parinari excelsa*. Из кустарников обычны *Alchornea cordifolia*, *Acacia pennata*, *Harungana paniculata*, *Tetracera potatoria*. В травяном покрове — *Cercestia afzelii*, *Cyrtosperma senegalensis*, *Costus afer*, *Aframomum* sp. На стволах деревьев много эпифитов: папоротники *Nephrolepis*, *Lygodium*, *Adiantum* spp., орхидные *Angraecum moloneyi*, *Rangaëris rhipsalioides*, *Cyrtorchis ringens*.

Развитие земледелия в Нижней Гвинее, особенно за последние годы, потребовало значительного расширения посевных площадей. Большие пространства в травянистых саваннах выжигаются, раскорчевываются и отводятся под культуру риса. Внедрение в Гвинею риса — настоятельная потребность страны, которая до сих пор еще получает основные продовольственные товары (рис и пшеницу) из-за рубежа. Ежегодно под рис отводятся все бóльшие площади, главным образом ближе к побережью, где почвы более влажные и в период дождей совсем заливаются водой. На более высоких равнинах развивается культура ананаса. В 50 км от Конакри находится крупное государственное хозяйство «Сифра» (Sifra), хорошо организованное, с большими прудами водохранилищ, с автоматическим поливом, с высокой агротехникой. Почти вся продукция ананасов с этих плантаций идет на экспорт.

Большое значение в Нижней Гвинее имеет культура бананов. По всей территории разбросаны большие и малые плантации, большей частью частные или артельные. Бананы также экспортируются и дают стране немалый доход. Очень развита также культура манго, с давних пор завезенного в Гвинею. Нежность этого плода, плохо переносящего транспортировку, мешает его экспорту и значительное количество манго перерабатывается на соки и консервы на заводе, построенном при помощи Советского Союза.

Гвинея — родина масличной пальмы *Elaeis guineensis*. В прежние времена здесь встречались большие рощи этой пальмы, затем они сменялись обширными культурными плантациями ее, которые встречаются по всей Нижней Гвинее от самого побережья и заходят в предгорья. Сейчас многие из этих плантаций заброшены, одичали, частично повреждены пожарами или так заросли кустарниками, что стали недоступны. Тем не менее масличная пальма играет большую роль в бюджете населения и в быту, снабжая пищевым и техническим маслом, материалом для покрытия хижин и для других потребностей. Кокосовая пальма имеет в Гвинее меньшее значение и хотя встречается во всех городах и поселках, но промышленных плантаций ее нигде нет. Насаждения масличной пальмы часто играют важную роль в пейзаже, наряду с естественными формациями. Иногда она смешивается с другими древесными породами — с манго, колой, некоторыми видами съедобного фикуса и с другими одичавшими и культурными видами.

Нижняя Гвинея славится своими цитрусовыми. Почти около каждого жилища в городах и поселках имеются апельсиновые деревья, пампельмус, нередко мандарины и лимоны. Обязательным спутником жилья можно назвать папайю *Carica papaya* и иногда хлебное дерево *Artocarpus communis*.

Развитие земледелия, деятельность человека сильно изменили растительный покров Нижней Гвинеи. Описания растительности, сделанные французскими ботаниками Шевалье (Chevalier, 1933), Шнеллем (1946, 1947, 1948, 1950), советским ботаником П. А. Барановым (1956), посетившим Гвинею в 1953 г., в настоящее время во многом не соответствуют существующему положению. Даже карта Гвинеи М. Б. Горнунга (1971) содержит много неточностей. Все больше изменяется видовой состав саванн, сокращаются «островки» первичного леса.

Средняя Гвинея

Физико-географические условия Средней Гвинеи значительно отличаются от условий Нижней Гвинеи. Климат здесь прохладнее и суше, максимальное количество осадков не превышает 2500 мм; хотя средняя годовая температура почти такая же, как на побережье, но колебания ее значительные и минимальные температуры ниже. Так, в Лабе минимальная температура в январе 1961 г. была 9° и в декабре того же года 8°, тогда как в Нижней Гвинее температура никогда не спускается ниже 24°.

Растительность Фута-Джаллона значительно деградирована и зависит от топографии, которая в свою очередь связана с наличием воды и с почвенным покровом. Верхняя часть горного массива занята плато, которые обрываются более или менее крутыми склонами. У подножия их находятся долины, в глубине которых протекают реки и речки. На плато растительность преимущественно травянистая, на склонах — древесная и травянистая, вдоль рек узкими полосками растут кустарники и небольшие деревья. В дождливый период повсюду много больших и малых водопадов, причем многие из них не пересыхают в сухой сезон: в горах много источников, питающих эти водопады. За последние годы в Фута-Джаллоне построено несколько очень крупных водохранилищ, снабжающих водою Конакри и другие города, построены электростанции.

Адам (Adam, 1958), изучавший растительность Фута-Джаллона, выделил на высокогорных плато и на склонах семь основных формаций, соответствующих почвенным разностям: 1) травянистые формации на железистых почвах, так называемые «боваль»; 2) древесные формации на железистых почвах; 3) древесные формации антропогенного происхождения, культурные деревья и кустарники; 4) травянистые антропогенные формации, используемые под сады и огороды; 5) травянистые формации, используемые под полевые культуры; 6) болотистые понижения; 7) лесные формации разных климаксов.

Описания Адама очень подробны и в наши задачи не входит их повторять. Поэтому я ограничусь только краткими сведениями о растительности Фута-Джаллона и упоминанием основных древесных и травянистых растений, которые мы встретили на нашем пути.

Травянистые растения Фута-Джаллона отличаются большим разнообразием. В зависимости от влажности почвы, от подстилающего каменистого слоя, от наличия трещин и углублений видовой состав сильно варьирует на разных плато. Основные виды травянистых формаций — *Vernonia djalonensis*, *Lepidagathis anobria*, *Cyanotis lanata*, *Emilia guineensis*, *Vigna* sp. Очень часто встречаются *Andropogon linearis*, *Danthoniopsia tuberculata*, *Ctenium newtonii*, *Pobeguinia arrecta*, *Anadelphia longifolia*, *Schizachyrium scintillans*, *Diectomis fastigiata*.

Древесные растения занимают пологие склоны, часто изрезанные трещинами. Иногда здесь встречаются небольшие рощицы из разных видов *Combretum*: *C. comosum*, *C. mucronatum*, *C. lecardi*, *C. racemosum*, из представителей семейства анноновых — *Monodora tenuifolia*, *Xylopia elliottii*, *Uvaria chamae* и из губоцветных — *Aeolanthus pubescens*.

На более глубоких, менее каменистых почвах обычно располагаются посевы и посадки культурных растений. Поселки в Фута-Джаллоне поднимаются на высоту 800—1000 м. Население здесь занимается скотоводством; в противоположность тому, что мы видели в Нижней Гвинее, их хижины и участки ограждены живыми изгородями из веток деревьев или слоновой травы для предохранения от скота. Часто применяются колючие, а также легко укореняющиеся кустарники, как например ядовитое растение *Elaeophorbia drupifera*, *Jatropha curcas*, некоторые виды фикуса. На огороженных участках выращивают овощи и плодовые деревья, иногда некоторые необходимые в хозяйстве волокнистые или красильные растения. На открытых участках сеют фонио, рис.

Местами склоны подвергаются сильной эрозии и в настоящее время засаживаются деревьями и кустарниками преимущественно из сем. *Annonaceae*, *Anacardiaceae*, *Sapindaceae*, *Combretaceae*, *Guttiferae* и других. Из многолетних травянистых растений здесь поселяются часто *Dissotis grandiflora*, *Osbeckia tubulosa*, *Lippia adoensis*. На таких склонах мы часто встречали легко размножающиеся естественным путем деревья и кустарники *Rauwolfia vomitoria*, *Strophanthus sarmentosus*, *S. hispidus*, *Harungana paniculata*, *Erythrina senegalensis*, *Newbouldia laevis*, *Vernonia* spp. Крестьяне обычно ценят эти растения, используя их в качестве лекарственных. Из сорных трав чаще всего встречаются *Sida urens* и *Urena lobata*.

Освободившиеся после двухлетней культуры фонио участки оставляют под залежью на 7—10 лет. Они быстро зарастают травами и кустарниками, перечисленными выше. Из травянистых растений прежде всего поселяются виды *Panicum*, образующие иногда чистые заросли, и *Borreria verticillata*, которая не поедается скотом и отвоевывает поэтому большие площади.

На обнаженных, трудно доступных и непригодных для культуры склонах встречаются древесные породы, характерные для первичных лесов: *Fagara leprieuri*, *F. pubescens*, *Parinari excelsa*, *Erythrophleum guineense*, *Markhamia tomentosa*, многочисленные представители из сем. *Rubiaceae*, *Apocynaceae*, *Thymelaeaceae*, кустарники *Combretum lecardii*, *Ficus leprieurii*.

По берегам рек, если берега не скалисты и более пологи, древесные растения образуют галерейные леса. Местами сохранились участки первичного леса с *Chlorophora excelsa*, *Afzelia africana*, *Markhamia* sp. Но деревья сильно вырубаются и заменяются кустарниками: *Heisteria parvifolia*, *Macaranga heterophylla*, *Voacanga africana*. По берегам небольших речек часто можно встретить *Pandanus candelabrum* и небольшое дерево *Spathodea campanulata*, известное здесь под названием «габонский тюльпан» из-за своих крупных красных цветков.

Заслуживают упоминания некоторые виды растений, которые встречаются на каменистых берегах р. Саму, в тех местах, где она образует довольно широкую пойму, после Больших водопадов (Grandes Chuttes): древесная осока *Microdracoides squammosus*, по-видимому, эндемичный вид Фута-Джаллона; *Protea elliotii* — своеобразный кустарник, распространенный только в Западной Африке от Гвинеи до Камеруна; *Lepidaghatis anobria* с узколинейными листьями и с цветками в густых головках, окруженных многочисленными перистыми прицветниками.

Население Средней Гвинеи разводит рогатый скот — коров и коз, однако животноводство здесь не интенсивное, скот очень мелкий и приносит незначительный доход. Во время дождей стада держатся вблизи поселков, но в сухой сезон наступает бескормица и скот пасется самостоятельно, иногда уходит очень далеко от деревень в поисках корма. Очень часто перед началом сухого периода скупщики закупают скот и перегоняют его в Лесную Гвинею, где дольше сохраняется зелень и коровы прибавляют в весе. Большая часть этих стад переправляется затем в соседние страны.

Животноводческая ферма «Дитин» в районе Далаба, построенная с помощью Советского Союза, занимается улучшением рогатого скота. Сюда были завезены из Краснодарского края коровы и быки расы «Красная степная», которые с честью выдержали испытание и прижились в условиях Дитина. Однако для их питания пришлось завозить комбикорм из СССР, так как местные корма им не подошли и при свободном выпасе наблюдались случаи отравления. Успешные скрещивания с местной породой Н'Дамма дали новую гибридную расу с повышенным удоем и вполне освоившуюся с местным кормом.

В северной части Фута-Джаллона (район Лабе) крестьяне занимаются в небольшом масштабе кустарной парфюмерной промышленностью. Для получения эфирных масел сажают цитрусовые, в частности бигоради, лимонную траву *Cymbopogon citratus*; кроме того, используют цветки дикого вида жасмина *Jasminum dichotomum*, *Acrocephalus lilacinus*, *Hoslundia opposita* и др.

В некоторых районах Средней Гвинеи население разводит пчел, ульи вешают на деревья, они имеют форму удлиненных бочонков и чаще всего сплетены из листьев пальмы. Растения, с которых пчелы берут взяток, довольно разнообразны: *Ceiba thonningii*, *Dichrostachys glomerata*, *Lantana camara*, *Eugenia* spp. Специальных посевов или посадок медоносных растений нет.

Киндия, главный город Средней Гвинеи, был в 1970 г. в административном отношении присоединен к Нижней Гвинее. Но его географическое положение на территории Фута-Джаллона заставляет нас рассматривать его вместе со Средней Гвинеей. В Киндии находятся два научно-исследовательских института, основанных еще французами.

В 18 км от Киндии в широкой долине размещается Институт плодоводства «Фуляйя» с лабораториями почвоведения, фитопатологии, химии и селекции. Институт занимался всесторонним изучением плодовых растений, селекционной и семеноводческой работой, были собраны большие коллекции по ведущим культурам: манго, авокадо и по цитрусовым. Покидая свою бывшую колонию, французы разорили институт, но сейчас он понемногу восстанавливается. В Фуляйя выведены местные сорта памело и пампельмуса, некоторые из них идут на экспорт. Однако большого размаха эта работа получить не может: слишком большая влажность воздуха препятствует проникновению ультрафиолетовых лучей и плоды плохо окрашиваются, что снижает их ценность.

Большой интерес представляет Институт биологических проблем, который был основан сначала как филиал Института Пастера. После ухода французов он получил свое современное название. Основное занятие института — производство сывороток против оспы, укусов змей и т. д. Сыворотками институт снабжает всю западную тропическую Африку. Кроме того, институт отправляет во Францию обезьян-бабуинов, необходимых для изготовления сыворотки против полиомиэлита; коллекция обезьян в институте довольно разнообразна.

Научно-исследовательская работа ведется также со змеями. В серпентарии содержится несколько десятков видов местных змей, в том числе ядовитые гадюки до 1 м длиной, манговые змеи Dendraspis viridis, нападающие на человека с деревьев, где они обычно находятся, кобры черношейки Naja nigricolla — капюшонная и плюющаяся. Последняя плюется слюной, смешанной с ядом, попадая в свою жертву на расстоянии 2—2.5 м; если ядовитая слюна попадает в глаз — человек слепнет. У ядовитых змей берут яд для изготовления сывороток и лекарств. Кроме научной работы со змеями и обезьянами, сотрудники института занимаются изучением паразитов рогатого скота.

В Средней Гвинее очень развиты ремесла: имеются артели красильщиц, которые разрисовывают и окрашивают ткани главным образом в синий цвет растительной краской индиго. Искусство крашения тканей передается из поколения в поколение с очень давних пор. Как указывает Летранж (Lestrange, 1950), первыми красильщиками Гвинеи были саранколе, проживавшие в Фута-Джаллоне. Впервые индиго было завезено из Индии, где эта краска добывалась из листьев дикорастущего вида *Indigofera tinctoria*. В Западной Африке этот вид также встречается в диком состоянии, но многие красильщицы выращивали его, так как культурные растения давали лучшую краску. В настоящее время в Гвинее получают краску из листьев дикорастущих видов *Indigofera arrecta* и *I. suffruticosa*, распространенных как в горных районах, так и в саваннах.

Из других ремесел в Средней Гвинее развито плетение циновок и всевозможных произведений кустарного искусства, изготовление масок, бюстов, статуеток из дерева и кости.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевская Н. А. (1972). Дикорастущие полезные растения Гвинеи. Растительные ресурсы, VIII, 3. — Баранов П. А. (1956). В тропической Африке. — Бахарева С. Н., В. Д. Муха. (1971). Возделываемые растения Гвинеи и условия их произрастания. Тр. Прикл. бот. генет. и селекц., 45, 2 : 279. — Горнунг М. Б. (1971). Гвинея. Карта и текст. — Adam J. G. (1958). Flore et végétation des Hautes Plateaux du Fouta Djallon. Secteur pilote des Timbis. Bureau des sols de l'AOF. — Aubréville A. (1947). Les brousses secondaires en Afrique équato-

riale. Bois et Forêts des Tropiques, 2. — Aubréville A. (1949). Climats, forêts et désértification de l'Afrique tropical. — Chevalier A. (1933). La territoire géobotanique de l'Afrique tropicale, Nord occidentale et ses divisions. Bull. Soc. Bot. Fr., 80 : 33. — Hutchinson J. J, M. Dalziel. (1954—1958). Flora of West Tropical Africa. — Jacques-Félix H. (1956). Ecologie des herbages en Afrique intertropicale. L'Agron. Trop., IX. — Lestrange M. (1950). Les Sarankolé de Badyar, téchnique de teinturiers. Etudes Guinéennes. — Papadakis J. (1966). Enquete Agro-écologique en Afrique occidentale (Liberia, Côte d'Ivoire, Ghana, Togo, Dahomey, Nigeria). I. Texte, II. Atlas. — Portères R. (1950). Vieilles agricultures de l'Afrique intertropicale. L'Agron. Trop., 9—10. — Schnell R. (1946). La forêt sacrée de Ratouma, sa caverne et sa station préhistorique. Notes Africaines, 31. — Schnell R. (1947). Notes sur les îlots forestières reliques de la Basse Guinée française. C. R. Acad. Sci., 225. — Schnell R. (1948). Esquisse de la végétation côtière de la Basse Guinée française. 2-me conference des Africanistes d'Ouest. — Schnell R. (1950). Contribution préliminaire à l'étude botanique de la Basse Guinée. Etudes Guinéennes.

Московский
государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 2 XI 1971).

БОТАНИЧЕСКИЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ

УДК 006.3 : 581.526.45+5 [illegible] .526.422

ПЕРВАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РЕЧНЫХ ПОЙМ, МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ И ВОПРОСЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ»

(Уфа, 3—5 февраля 1972 г.)

F. M. KHANOV AND L. I. ONISHCHENKO.
THE FIRST ALL-UNION CONFERENCE: «VEGETATION OF RIVER FLOOD PLAINS,
METHODS OF ITS STUDY AND PROBLEMS OF RATIONAL USE» UFA, 3—5 II 1972

В связи с разработкой научных основ сохранения и повышения продуктивности естественной растительности речные поймы представляют особый интерес для геоботаников. Воздействие антропогенного пресса на ландшафты здесь особенно интенсивно, а высокое плодородие земель небезгранично, и поэтому дальнейшая интенсификация использования пойм может привести к деградации этих ландшафтов. В то же время при правильном научно обоснованном подходе биологическая продуктивность пойменных ландшафтов может быть повышена.

Обсуждению этих злободневных вопросов была посвящена Первая всесоюзная конференция «Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования», которая состоялась в соответствии с решением Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Конференция была организована Институтом биологии Башкирского филиала АН СССР, Башкирским университетом, Башкирским отделением Всесоюзного ботанического общества. В конференции приняло участие свыше 100 человек, в том числе 82 иногородних, которые представляли все основные научные центры страны.

На конференции состоялось 5 заседаний, на которых было заслушано 5 докладов и 14 рефератов, представлявших содержание 85 тезисов, присланных на конференцию. Кроме того, участники конференции обсуждали сборник «Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм» (Ученые записки Башкирского госуниверситета, выпуск 52. Серия биологических наук, № 8. Уфа, 1971 г.).

На пленарном заседании было заслушано 2 доклада. Г. В. Добровольский (Москва) в докладе «Геохимические аспекты почвообразования в поймах рек» подчеркнул высокую биогенность, динамичность и продуктивность пойменных ландшафтов. Занимая 3% территории площади суши, пойменные ландшафты производят 12% органического вещества. Добровольский показал необходимость дифференцированного подхода к пойменным почвам разных природных зон.

Б. М. Миркин (Уфа) в докладе «О некоторых аспектах объективизации классификации пойменных лугов» привел конкретные рекомендации для повышения методического уровня полевых геоботанических исследований в пойме. Особое внимание докладчик уделил вопросам повышения репрезентативности исходных данных.

Содержание прочих докладов, как указывалось, было доложено референтами.

Р. Г. Минибаев (Уфа) в реферате «Изучение агрофитоценозов речных пойм» дал критический обзор содержания 7 сообщений. Референт наметил основные направления в изучении агрофитоценозов: объективизация методов полевого обследования и широкое привлечение математической статистики для анализа структуры агрофитоценоза, обсуждение методической и методологической сторон проблемы классификации агрофитоценозов, разработка теории создания культурных фитоценозов на антропогенных субстратах. в закрытых системах, исследование консортивных связей между макро- и микрокомпонентами, фито- и зоокомпонентами агрофитоценоза, разработка теории полидоминантных, уплотненных посевов.

В. С. Порфирьев (Казань) в реферате «Вопросы классификации пойменных лесов» критически рассмотрел 5 докладов: положительно оценив содержание реферируемых сообщений, Порфирьев высказал ряд критических замечаний в адрес К. К. Полуяхтова, подчеркнув недостаточную экологичность его классификации.

Ю. И. Самойлов (Ленинград) в реферате «Теоретические вопросы классификации растительных сообществ речных пойм» дал обзор содержания 4 докладов. Референт отметил перспективность временно́й трактовки доминантной модификации С. И. Зарубина и логичность понятия «динамический ряд», предложенного И. С. Ильиной. С нашей точки зрения весьма перспективен регионально-флористический подход Ю. И. Самойлова к трактовке высших единиц (подтипов) луговой растительности.

Е. Л. Любарский (Казань) в реферате «Вопросы изучения биологии и экологии растений речных пойм» подробно остановился на докладах, представленных школой проф. А. А. Уранова.

Е. В. Кучеров (Уфа) дал обзор основных идей, содержащихся в группе докладов «Вопросы рационального использования и охраны ботанических ресурсов в поймах рек». Референт подчеркнул необходимость срочного создания заказников для охраны ценных ботанических объектов в поймах рек.

Ф. М. Ханов (Уфа) в реферате «Аспекты хозяйственного использования речных пойм» остановился на вопросах, связанных с воздействием человека на растительность речных пойм.

Ю. З. Кулагин (Уфа) прореферировал 9 докладов по вопросу «Влияние строительства гидротехнических сооружений на растительность речных долин».

В. С. Ипатов и Ю. И. Самойлов (Ленинград) рассмотрели группу докладов «Количественные методы изучения растительности речных пойм», представленных башкирскими геоботаниками.

Ю. А. Злобин (Ульяновск) продолжил обсуждение количественных исследований башкирских геоботаников, рассмотрев содержание основных статей сборника «Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм». Рецензент отметил уместность обсуждения этого сборника на конференции и дал, в целом, высокую оценку изданию. Злобин также выразил сожаление об отсутствии издания, где бы были рассмотрены все методы, используемые башкирскими геоботаниками.

Обширный цикл докладов был посвящен географическому аспекту изучения пойменной растительности. Попутно с характеристикой объектов многие авторы докладов рассмотрели различные вопросы использования растительности речных пойм той или иной зоны. Все доклады были сгруппированы по пяти условным регионам Советского Союза и сопредельной территории Монгольской Народной Республики, где ведет работы Совместная Советско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция. Доложенные на конференции данные о растительности пойм МНР являются совершенно оригинальными. До начала работ экспедиции растительность пойм Центральной Азии по существу никем не изучалась.

Доклады о растительности пойм Центральной Азии были прореферированы Н. Манибазаром (Улан-Батор, МНР), Средней Азии — С. И. Сагитовым (Нукус), Сибири — Е. П. Прокопьевым (Томск), Дальнего Востока — Н. Г. Васильевым (Владивосток), европейской части СССР — Л. Н. Алексеенко (Ленинград).

Необходимо отметить содержательные рефераты Л. Н. Алексеенко и Н. Г. Васильева, которые вызвали широкую дискуссию.

В прениях выступили М. П. Шилов (Владимир), В. С. Порфирьев (Казань), Ю. М. Растопов (Ленинград), И. С. Ильина (Томск), Е. А. Круганова (Минск), Ю. Б. Воскресенский (Алма-Ата), М. Н. Мифтахов (Бирск), А. И. Кузмичев (Киев), К. М. Порк (Тарту), Е. Л. Любарский (Казань), В. Е. Тимофеев (Куйбышев), М. Н. Бурангулова, Б. М. Миркин (Уфа).

В заключение работ конференции было прочитано 3 доклада с показом диапозитивов: К. М. Порк продемонстрировал интересные таблицы, показывающие опыт применения шкал Элленберга в Эстонии, Н. Г. Васильев сообщил о поездке в Австралию, а Б. М. Миркин — о работах ботанико-кормового отряда совместной Советско-Монгольской экспедиции.

Участники конференции приняли резолюцию.

Ф. М. Ханов и *Л. И. Онищенко.*

Башкирский
государственный университет,
г. Уфа.

(Получено 24 IV 1972).

Vol. LVIII **№ 4**

April, 1973

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

L. I. Nomokonov. An experience of complex long-term study of natural biogeocoenoses in the Lower Don flood plain. (2 textfigures) 473

A. N. Ponomaryov, V. A. Bannikova and **M. B. Rusakova.** On the daily periodicity of pollination in close allopatric taxa of grasses 484

T. V. Gerasimenko. Dependence of photosynthesis on temperature in tundra plants of Wrangel island. (4 textfigures) 493

V. I. Trifonova. A cytotaxonomic study of Caucasian species of *Consolida* S. Gray. (2 maps and 3 textfigures) 505

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 519

I. D. Kildyushevsky. A word in defence of floristic investigations in squares. (519).

REPORTS 523

N. S. Morozova. Comparative anatomical characteristics of the spermoderm of some species of *Caltha.* (1 textfigure). (523). — **A. L. Zhukova.** Floristic analysis of *Hepaticae* from the Franz-Josef Land. (1 textfigure). (528). — **E. F. Ryzhova.** Effect and aftereffect of light on the change of xanthophylls' contents in leaves of *Hydrangea hortensis* Smith. (5 textfigures). (540). — **A. O. Jalilova.** On accretion, dying off and decomposition of phytomass of grasses. (545). — **N. S. Filatova.** Nomenclature remarks on some *Artemisia* species from the subgenus *Seriphidium* (Bess.) Rouy. (552). — **E. M. Valovich** and **Yu. D. Soskov.** The chromosome numbers of species of the genus *Calligonum* L. (554). — **T. I. Abramova.** Vegetation of cretaceous barings in the steppe part of the river Don basin in Rostov and Volgograd districts. (7 textfigures). (562). — **M. I. Savchenko** and **P. I. Dmitrashko.** Seed structure in *Sida hermaphrodita* Rusby. (6 textfigures). (570). — **R. P. Barykina** and **V. P. Bogdanova.** On the propagation of *Podophyllum peltatum* L. and *P. emodi* Wall. by root cuttings. (4 textfigures). (576). — **V. V. Tuganaev.** The cultural and weed plants composition in archeological materials of the ancient town Osh Pando near village Sainino, Mordovian A. S. S. R. (VI—IXcent. a. d.) (581). — **T. D. Kolesnikova.** On two fossil arctic floras from Pskov district. (1 plate). (582).

SURVEY OF ARTICLES 586

A. M. Semyonova-Tyan-Shanskaya. Problems of study of the overground litterfall in steppe communities by the founders of modern geobotany and soil science. (586). — **M. Ya. Shkolnik.** Significance of studies of microelements for some divisions of botany. (8 textfigures). (592).

REVIEWS 608

B. M. Mirkin. *L. G. Ramensky.* Selected works. 1971. (608). — **A. K. Skvortsov.** Publications on the herbaria of Finland. (611).

BOTANICAL JOURNEYS 614

N. A. Bazilevskaya. Five years in Guinea. I. Lower and Middle Guinea. (1 map). (614).

BOTANICAL CONGRESSES AND SYMPOSIA 623

F. M. Khanov and **L. I. Onishchenko.** The first All-Union conference: «Vegetation of river flood plains, methods of its study and problems of rational use». Ufa, 3—5 II 1972. (623).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Л. И. Номоконов. Опыт комплексного стационарного изучения природных биогеоценозов в пойме Нижнего Дона. (С 2 рис.) 473

А. Н. Пономарев, В. А. Банникова и **М. Б. Русакова.** О суточной периодичности опыления у близких аллопатрических таксонов злаков 484

Т. В. Герасименко. Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр о. Врангеля. (С 4 рис.) 493

В. И. Трифонова. Биосистематическое исследование кавказских видов *Consolida* S. F. Gray. (С 2 картами и 3 рис.) 505

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 519

И. Д. Кильдюшевский. В защиту флористических обследований по квадратам. (519).

СООБЩЕНИЯ 523

Н. С. Морозова. Сравнительно-анатомическая характеристика семенной кожуры некоторых видов *Caltha*. (С 1 рис.). (523). — **А. Л. Жукова.** Флористический анализ печеночных мхов (*Hepaticae*) Земли Франца Иосифа. (С 1 рис.). (528). — **Е. Ф. Рыжова.** Действие и последействие света на изменение содержания ксантофиллов в листьях *Hydrangea hortensis* Smith. (С 5 рис.). (540). — **А. О. Джалилова.** О нарастании, отмирании и разложении растительной массы злаков. (545). — **Н. С. Филатова.** Номенклатурные заметки о некоторых видах *Artemisia* из подрода *Seriphidium* (Bess.) Rouy. (552).— **Е. М. Валович** и **Ю. Д. Сосков.** Хромосомные числа видов рода *Calligonum* L. (554). — **Т. И. Абрамова.** Растительность меловых обнажений степной части бассейна реки Дон в Ростовской и Волгоградской областях. (С 7 рис.). (562). — **М. И. Савченко** и **П. И. Дмитрашко.** Строение семени у *Sida hermaphrodita* Rusby. (С 6 рис.). (570). — **Р. П. Барыкина** и **В. П. Богданова.** О размножении *Podophyllum peltatum* L. и *P. emodi* Wall. корневыми черенками. (С 4 рис.). (576). — **В. В. Туганаев.** Состав культурных и сорных растений в археологических материалах городища Ош Пандо близ с. Сайнино Мордовской АССР (VI—IX вв. н. э.). (581). — **Т. Д. Колесникова.** О двух ископаемых арктических флорах из Псковской области. (С 1 табл. рис.). (582).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 586

А. М. Семенова-Тян-Шанская. Вопросы изучения надземного опада в степных сообществах основоположниками современного почвоведения и геоботаники. (586). — **М. Я. Школьник.** Значение исследований по микроэлементам для некоторых разделов ботаники. (С 4 рис.). (592).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 608

Б. М. Миркин. *Л. Г. Раменский.* Избранные работы. (1971). (608). — **А. К. Скворцов.** Публикации о гербариях Финляндии. (611).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ 614

Н. А. Базилевская. Пять лет в Гвинейской республике. I. Нижняя и Средняя Гвинея. (С 1 картой). (614).

БОТАНИЧЕСКИЕ КОНГРЕССЫ, СЪЕЗДЫ И СИМПОЗИУМЫ 623

Ф. М. Ханов и **Л. И. Онищенко.** Первая всесоюзная конференция «Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования». Уфа, 3—5 II 1972. (623).